Naples
590.745

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

12. BAND.

MIT 34 TAFELN UND 30 ABBILDUNGEN IM TEXT.

Smithsonian Institution
National Museum.

BERLIN,
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.
1897.

Smithsonian Institution
172201
OCT 25 1902
National Museum

Inhalt des zwölften Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 6. Juli 1895.

Seite

The Retina and Optic Ganglia in Decapods, especially in *Astacus*. By G. H. Parker. (With Plates 1—3.) 1

Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat der Arthropoden. 2. Theil. Die Decapoden. Von Th. List. (Mit Taf. 4—6 und 9 Figuren im Text.) 74

Osservazioni sul foglietto epidermico superficiale degli embrioni dei Pesci ossei. Per F. Raffaele. (Con la tavola 7.) 169

Die neuesten Beobachtungen über natürliche Eisenresorption in thierischen Zellkernen und einige charakteristische Fälle der Eisenverwerthung im Körper von Gephyreen. Von R. Schneider. (Mit Taf. 8.) 207

Mittheilungen über Copepoden. 10. u. 11. Von W. Giesbrecht. (Mit Taf. 9.) 218

Zweites Heft.

Ausgegeben den 25. April 1896.

The Sexual Phases of Myzostoma. By W. M. Wheeler. (With Plates 10—12.) 227

Über Schleimfärbung. Von P. Mayer. 303

Zur Embryologie von *Salpa cordiformis-zonaria* und *musculosa-punctata*. Von A. Korotneff. (Mit Tafel 13—15.) 331

Drittes Heft.

Ausgegeben den 10. October 1896.

Haplodiscus Ussowii, eine neue Acöle aus dem Golfe von Neapel. Von H. Sabussow. (Mit Taf. 16 und 17.) 353

Contributo all' istologia e alla fisiologia dei Lamellibranchi. Per D. Carazzi. (Con la tavola 18.) 381

Seite

Adelotacta Zoologica. Per F. S. Monticelli. (Con le tavole 19 e 20.) . . . 432

Über die Function der Polischen Blasen am Kauapparat der regulären Seeigel. Von J. von Uexküll. (Mit Taf. 21.) 463

Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. 1. Über die Färbung thierischer Gewebe mit Berlinerblau. Von Th. List. (Mit Taf. 22.) 477

Viertes Heft.

Ausgegeben den 3. Juli 1897.

Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Erste Mittheilung. Von Stefan Apáthy. (Mit Tafel 23—32.) 495

Über den Spiraldarm der Selachier. Von Paul Mayer. (Mit Taf. 33.). . 749

Entwicklung von *Caryophyllia cyathus*. Von G. v. Koch. (Mit 21 Zinkographien und Taf. 34.) 755

Berichtigung.

pag. 354 Zeile 16 von unten statt das in Paraffin lies das in Photoxylin.

The Retina and Optic Ganglia in Decapods, especially in Astacus.

By

G. H. Parker,

Instructor in Zoölogy, Harvard College, Cambridge, Mass., U. S. A.

With Plates 1—3.

1. Introduction.

The recent discoveries in the finer structure of the nervous system have been so numerous and so important that we may well regard the present as a period of more than usual progress in this direction. The advancement thus far made has been rendered possible mainly through the employment of two new methods of histological investigation: GOLGI's method for impregnating nervous elements with salts of silver and EHRLICH's method for staining living nervous elements with methylen blue. Both these methods have yielded extraordinary results, but they have been used chiefly in elucidating the finer structure of the nervous system in vertebrates, though, as the investigations of BIEDERMANN, VON LENHOSSEK, RETZIUS, and others show, the invertebrates have by no means been neglected. It was my purpose in undertaking the present studies to attempt an application of these methods to the solution of some problem in the organisation of the nervous system in invertebrates, and, being already somewhat familiar with the structure of the retina in crustaceans, I was led to take up the study of the optic ganglia in these animals.

The results that are recorded in the following pages represent, in part, the work of two years during which I held an appointment

to a Parker Fellowship from Harvard University, Cambridge, U. S. A., a privilege that enabled me to enjoy the advantages of European travel and study. My investigations were carried on at several continental universities. During the winter semester of 1891—92 I worked in the Zoological Laboratory at Leipzig under the direction of Professor LEUCKART. The following summer semester was spent in Berlin at the laboratory of Professor F. E. SCHULZE. The succeeding winter semester was passed at Freiburg in Baden, where most of my work was done under the supervision of Professor WEISMANN, though, through the kindness of Professor VON KRIES, I also had the opportunity of making some experiments in the Physiological Laboratory of that university. From Freiburg I went to the Zoological Station at Naples, where, by the courtesy of Professor DOHRN, I had the privilege of occupying a table for some three months. The encouragement to investigation and the opportunities offered at these institutions are too well-known to require comment, and the kindliness and personal attention with which, as a student, I was invariably received make it a pleasant duty for me to acknowledge my indebtedness to the directors and assistants under whom I worked. I am also under obligations to Dr. OTTO VOM RATH of Freiburg for suggestions and help in obtaining much necessary material, as well as to Signor SALVATORE LO BIANCO for his untiring efforts in procuring for me many interesting and important crustaceans. Although my studies were completed at Naples and the manuscript of the present paper was in part prepared there, I was forced to defer the completion of it till my return to America.

2. Materials and Methods.

The two species of crayfish that I studied, were *Astacus fluviatilis* Fabr., and *Astacus leptodactylus* Esch. The optic organs in these two animals are essentially similar, and the following account is believed to refer with equal accuracy to either species. In one respect, however, I have limited my observations; to avoid the possibility of error resulting from slight specific differences, I have taken all enumerations of nerve fibres, retinal elements, etc. from one species, *Astacus fluviatilis*. Although my work has been done for the most part on the two species of crayfish mentioned, I have also studied, for the sake of comparison, representative species of the chief groups of crustaceans.

The following notes on the methods that I employed may be of assistance to those who undertake similar studies.

The rapid Golgi method as described by KÖLLIKER (91, pag. 9) yielded good results when applied to the optic organs of the crayfish, especially when the modification suggested by RAMÓN Y CAJAL was adopted and the preparations, after having passed once through the silver bath, were again put into the solution of osmic acid and potassic bichromate, and then reimpregnated with silver. A third or even a fourth application of the silver solution seemed often advantageous. On the whole, better results were obtained from material imbedded in paraffine than from that in celloidin.

In preparations made by the GOLGI method, the ganglion cells were colored less frequently than the nerve fibres or their terminal fibrillations. The relatively large size of the nerve fibres and the peculiar course that they took through the ganglia made it often difficult to prepare sections in which the entire extent of a given fibre was shown, but this difficulty was due rather to the peculiar anatomy of the ganglia than to any defect in the method. For the study of the finer structure of the rhabdome, the GOLGI method was invaluable.

In employing methylen blue, I followed the general directions given by RETZIUS (90, pag. 24). For each crayfish experimented upon, about one tenth of a cubic centimeter of a 0.2 % aqueous solution of methylen blue was injected into the ventral blood sinus. Animals thus treated seemed to suffer no inconvenience, and, after being kept a week or so under normal conditions, they usually lost all traces of the blue coloration. When, however, they were killed and dissected some twelve or fifteen hours after they had been injected, many of the nervous elements were found to be colored intensely blue. The elements in the optic ganglia were less frequently stained than those in other parts of the nervous system, but among a dozen injected specimens there were always some three or four in which the optic ganglia were favorable for study. The ganglia in these animals were carefully removed and studied at once in the fresh condition, camera drawings being made of the more fully stained parts. It was necessary to do this without loss of time; for, soon after the death of the animal, the sharply differentiated blue stain begins to disappear, in part perhaps by fading, in part certainly by diffusion. Notwithstanding this drawback satisfactory results were easily obtained

Although the connection of ganglionic cells with nerve fibres could be very clearly demonstrated in preparations made by the method just described, it was almost impossible in such material to determine the precise location of a ganglionic cell or the exact direction taken by its nerve fibre. Since these determinations were necessary in order to gain a clear idea of the structure of the ganglia, I attempted to devise a process for making sections from material stained in this way. Two methods were finally obtained. In the first of these, a published account of which has already appeared (cf. PARKER, 92), the tissues of the ganglion were fixed and the color rendered permanent by means of aqueous corrosive sublimate. Preparatory to imbedding in paraffine, the material was dehydrated in methylal containing a little corrosive sublimate, instead of in alcohol, then transferred to xylol, and finally put into paraffine. The second method is essentially like the first except that, in place of methylal as a dehydrating reagent, alcohol containing 8% corrosive sublimate was used[1]. As this method has not yet been published, I give briefly the necessary steps in employing it. The ganglia, after being freed from the surrounding tissue, were first put into an aqueous solution of sublimate, then successively into 30%, 50%, 70%, and 95% alcohol, each grade, of course, containing its proper proportion of sublimate. The material was allowed to remain in each of these fluids about a quarter of an hour. From 95% alcohol it was transferred for an hour to absolute alcohol containing, of course, 8% sublimate, then for another hour to a mixture of one part of this alcohol and one part xylol, and finally to pure xylol. The preparation may stay indefinitely in this last fluid, from which the transfer to paraffine may be made.

In sections made in either of these ways, the methylen blue appeared in the form of a fine precipitate, and the position of ganglion cells, as well as the direction of nerve fibres, could be satisfactorily ascertained. The method, however, is not so favorable for the study of the fibrillar branches into which a nerve fibre subdivides as it is for the study of the larger fibres and cells; for the finer fibrillae,

[1] The grades of alcohol required were made by mixing strong alcohol containing 8% corrosive sublimate with water saturated with the same salt; thus 30% alcohol consisted of 30 c. c. of strong alcohol containing 8% corrosive sublimate and 70 c. c. of water saturated with sublimate. It is advisable to prepare the grades of alcohol some time before they are to be used, and to filter them after they have been standing a few days.

instead of appearing as continuous blue lines such as one sees in the fresh preparations, are represented often by a single row of disconnected bluish dots. I, therefore, usually studied the finer fibrillae in the freshly stained material, and employed sections only when it was necessary to determine the exact position of ganglion cells or nerve fibres.

Golgi's method, as well as that of Ehrlich, has the peculiarity of staining relatively only very few nervous elements. Of the more usual methods by which all the elements in a ganglion are stained, I know of none that gives such good results as the one recently suggested by vom Rath (93, pag. 102). According to this method, the tissue is fixed in a solution of osmic, acetic, and picric acids, and platinic chloride, and afterwards »reduced« in crude pyroligneous acid (Holzessig). This method presents the double advantage of being unfailing in its results and of yielding preparations remarkably clear and trustworthy.

For the study of the retina and retinal nerve fibres it was necessary to prepare depigmented sections, and for this purpose I used as a depigmenting fluid a 0.1 % aqueous solution of potassic hydrate in a way already described (cf. Parker, 90, pag. 3). In one respect, however, I have improved this former method. Instead of using, as a fixative for the sections, a Schällibaum mixture containing Squibb's flexible collodion, which sometimes allows the section to loosen in absolute alcohol, I now employ a mixture of the fixatives of Schällibaum and Mayer. When small drops of each of these fluids are thoroughly mixed on a slide, a whitish sticky paste results, which, even in extremely small amounts, resists the loosening action of both potash and absolute alcohol. The original cloudiness of the mixture is due to the presence of oil, water, and glycerine; upon dehydrating the sections in absolute alcohol, this, of course, disappears, and mounted preparations are as clear as those made with either one of the fixatives.

In the course of my work, it was necessary to make careful enumerations of retinal elements and of nerve fibres. The optic nerve fibres can be counted in good transverse sections of the optic nerve, the operation being more tedious than difficult. On account of the variation in the size of the fibres, it was necessary to count all the fibres in a nerve, the method of estimating by proportions giving rise to too great an error. The fibres were counted by means of a crossed-line eye-piece micrometer, such as is used for counting

blood corpuscles. When the magnification was so arranged that each square contained on an average about eight fibres the repeated enumeration of any group of squares gave nearly constant results. Thus ten enumerations carried out on the same four squares gave the following figures: 37, 36, 36, 36, 36, 35, 36, 35, 36, 36: average 35.9.

The number of ommatidia, or retinal elements, was determined by counting the corneal facets. Since the facets were extremely uniform in size, proportional estimates could be made without seriously impairing the final results. The method employed in this enumeration consisted in comparing the area of a facet with the area of the whole corneal cuticula in terms of weight, and was carried out in the following way. From a number of small sheets of paper of equal size, those were selected that did not vary in weight from a given sheet assumed as a standard by more than a half per cent. A complete corneal cuticula was then carefully cleaned, cut into small squarish pieces, and the outlines of the pieces traced by means of a camera on the sheets of paper previously selected. The paper areas thus outlined were cut out and weighed, the total weight being taken to represent the total area of the corneal cuticula. In a similar way outlines of small parts of each piece of corneal cuticula were made, and the exact number of facets within each one of these was accurately counted. The total weight of these pieces could then be said to represent the number of facets which they collectively contained, and in this way the value of a facet in terms of weight was easily obtained. Having the whole corneal cuticula, as well as a single facet, represented in weights, it was easy to estimate the total number of facets.

Several precautions are necessary in using this method. First, the pieces of corneal cuticula, though assumed to be flat, are in reality small parts of a nearly spherical surface, and thus must be somewhat greater in area than their outlines indicate. Further, it must be remembered that in drawing with a camera the image is somewhat distorted, its periphery being relatively larger than its central part. These sources of error partly correct each other; they can be largely eliminated, however, by judiciously selecting, in reference to the larger area, the position of the smaller one in which the facets are counted. If the smaller area stretches from the centre to the periphery of the larger one and has an appropriate form, both sources of error would be corrected; for both the unit of measure

and the part measured would be subjected to the same distortion. The method has been tested by comparing its results with actual enumerations. In all cases the estimated number has not differed from the actual number by more than 1% of the total. Thus, in one case, the estimated number of facets was 326.4, the counted number 324.75, a difference of approximately a half per cent. This seems to me to justify the employment of the method.

3. General Structure of Optic Stalks.

The nervous organs contained within the optic stalk of the crayfish are so complex in structure that it will add considerably to the clearness of the following account if, in the beginning, a few words are devoted to the shape and position of the stalks themselves. Each stalk has somewhat the form of a short cylinder movably attached by its proximal end to the animal's body and terminated distally by a nearly hemispherical surface. This surface is for the most part occupied by the retina and may be called the distal surface of the stalk; a line connecting its centre with the centre of the proximal end of the stalk defines the axis of this structure. As the stalk cannot be rotated around this axis, the surface of its cylindrical portion may be subdivided as follows: when its axis stands at right angles to the median plane of the animal, that portion of its cylindrical surface which faces dorsally may be called its dorsal surface; that which faces anteriorly, its anterior surface, etc. Thus, in addition to its distal surface, the stalk may be said to have a dorsal, a ventral, an anterior, and a posterior surface. These four surfaces border, of course, on the distal surface, whose periphery may therefore be divided into four corresponding segments — dorsal, ventral, anterior, and posterior. This method of subdividing the surface of the stalk might at first seem rather arbitrary; but, as a matter of fact, the four surfaces of the cylindrical portion are easily recognised, since the stalk is not strictly cylindrical, but flattened dorsoventrally. The terms mentioned in this paragraph have been found convenient in describing the crayfish's eye, and their usage as defined above will be adhered to in the following pages.

The nervous structures contained within the stalks have received such a variety of names that an accepted nomenclature for them can hardly be said to exist. Although no single set of terms

thus far proposed is fully satisfactory, I have not attempted to invent new ones, but have adopted such names from those already in use as seemed to me appropriate on account of their expressiveness or their more general acceptance.

When a longitudinal section of an optic stalk is examined (Pl. 1 Fig. 27), it will be observed that the cylindrical portion is covered with a layer of firm, thick cuticula (*cta*) strongly impregnated with salts of lime and resembling that which covers the greater part of the animal's body; proximally this cuticula becomes thin and flexible in the joint between the stalk and the body, and distally it passes rather abruptly into a thin transparent layer, the corneal cuticula (*crn*), which covers the retina. The thick cuticula, as well as that forming the joint of the stalk, has its inner surface covered with a thin cellular layer, the hypodermis (*h'drm*), which in the region of the corneal cuticula becomes greatly thickened, forming the retina (*r*). From the proximal surface of the retina an immense number of nerve fibres, the retinal fibres (*fbr.r*), make their way to the ganglionic mass that lies in the central part of the stalk. This mass consists of four ganglia, which may be distinguished, beginning with the one nearest the retina, as the first, the second, the third, and the fourth optic ganglion (I, II, III, IV). From the last of these the optic nerve (*n.opt*) extends to the brain. The enlargement of the brain formed by the expansion of the optic nerve may be called the optic lobe. The advantages that these terms present over some already proposed will be seen in the sequel.

4. Retina.

a. Form.

The retina in *Astacus*, even upon superficial examination, is seen to be unsymmetrically developed, its anteroposterior extent being much greater than its dorsoventral one. The ommatidia composing it are very uniform in size and regular in arrangement, and afford a convenient means of measuring its dimensions. Their positions are marked by the corneal facets, which are square in outline and arranged upon what I have called the tetragonal system (cf. PARKER, 91, pag. 60); i. e., they are regularly placed side by side so as to form rows extending in two directions at right angles to each other. These rows run obliquely from the anterodorsal angle

of the retina to its posteroventral one and at right angles to this; i. e., each facet is placed so that its four angles point one dorsally, one ventrally, one anteriorly, and one posteriorly (Pl. 1 Fig. 29). The facets may also be regarded as arranged in rows extending in an anteroposterior and in a dorsoventral direction; but, in such rows, the adjoining facets, instead of having their sides together, are, of course, corner to corner. These rows give an accurate measure of the extent of the retina in their respective directions. As the result of a number of measurements (vid. table below), it was found that, while the rows in the anteroposterior direction through the centre of the retina contained about 58 ommatidia, those in the dorsoventral direction had only about 31; in other words, in the adult *Astacus*, the retina is about twice as long as it is broad.

Sepcimen	Sex	Length of Specimen	Eye	Anteroposterior Curvature			Dorsoventral Curvature		
				Radius	Arc	Facets	Radius	Arc	Facets
				mm			mm		
1.	♀	12.3 cm.	R.	1.64	187°	54	1.25	130°	29
			L.	1.63	184°	54	1.25	134°	30
2.	♀	11.7 cm.	R.	1.64	190°	58	1.25	128°	29
			L.	1.69	190°	58	1.29	127°	30
3.	♂	10.6 cm.	R.	1.69	188°	58	1.22	147°	32
			L.	1.53	187°	57	1.22	142°	32
4.	♂	11.1 cm.	R.	1.55	184°	60	1.19	130°	30
			L.	1.55	184°	60	1.25	130°	30
5.	♂	11.0 cm.	R.	1.64	195°	60	1.16	150°	31
			L.	1.63	196°	60	1.19	148°	33
Average				1.62	189°	58	1.23	137°	31

Not only is the extent of the retina unequal in different directions, but the curvature of its outer surface also varies. In an anteroposterior direction as measured on perfectly fresh eyes, the radius of curvature is about 1.62 mm. and the retina extends through some 189°, while the dorsoventral curvature with a shorter radius of only 1.23 mm. has also the smaller angular extent, 137°.

The measurements upon which these statements are based are contained in the preceding table. The length of the specimen, as recorded here, was measured from the tip of the rostrum to the extreme end of the telson when the chief axis of the animal was approximately straight.

Since the ommatidia rest as a rule with their longitudinal axes vertical to the corneal surface, the divergence of the axes of any two adjoining ommatidia can be easily calculated from the data just given. Thus, in an anteroposterior row, since 58 ommatidia occupy an arc of 189°, the axes of any two adjoining ommatidia must diverge from each other at an angle of about 3° 15′; calculated in a similar way, those in the dorsoventral rows diverge at a slightly greater angle, 4° 25′. It must be remembered, however, that both in the anteroposterior and in the dorsoventral rows, adjacent ommatidia are in contact with each other only at their angles and that consequently their axial divergence is greater than that between any two adjacent ommatidia in the oblique rows where these bodies are placed with their sides together, not corner to corner. The divergence of two adjacent ommatidia in the oblique rows was found by observation to be about 3°, the smallest angle made by the axes of adjoining ommatidia.

The total number of ommatidia in the adult retina is easily determined by counting the number of corneal facets; and, as is shown by the following enumerations taken from the right eyes of five crayfishes, the number may be placed approximately at 2500.

						Average
Length of specimen in cm . . .	10.1	10.0	10.6	8.0	7.9	9.3
Number of corneal facets . . .	2696	2872	2456	2378	2375	2555

b. Structure of Ommatidia.

Notwithstanding the care and frequency with which the ommatidia in *Astacus* have been studied, the results of even the later investigators are by no means in full agreement, and I therefore venture to redescribe these organs, dwelling at length, however, only upon those points where a difference of opinion exists or where I have gained by examination a clearer insight into their structure. According to my own observations, each ommatidium in *Astacus* contains, in addition to one or more accessory pigment cells, the

following elements: two corneagen cells, four cone-cells, two distal retinular cells, one rudimentary and seven functional proximal retinular cells, making a total of sixteen cells. This number is not only characteristic for *Astacus*, but, as I have previously attempted to show (PARKER, 91, pag. 114), for all decapods, a conclusion that is supported by the recent investigations of VIALLANES (92) on *Palinurus* and of HERRICK (92) on *Alpheus* so far as they touch this question. The enumeration of the ommatidial cells in *Astacus* as given by SZCZAWINSKA (91) supports, except in two particulars to be discussed later, this same conclusion.

The accessory pigment cells in *Astacus* fill the space between the proximal ends of the ommatidia, and extend from the distal surface of the basement membrane to the middle of the rhabdomes. Their nuclei occupy proximal positions (Pl. 1 Figs. 1 and 7, *nl.pg*), and their pigment, like that in the corresponding cells of other decapods, has the quality of reflecting light. These cells, which were first described in *Astacus* by CARRIÈRE (85, pag. 169), were also observed by SZCZAWINSKA (91, pag. 546), who believed that each ommatidium probably contained seven of them, since they seemed to alternate with the seven proximal retinular cells. The bodies that she figures (Pl. 17 Fig. 9, *pg 3*), however, do not represent each a single cell but processes from cells; and, as I ascertained by counting the nuclei, the number of these cells present for each ommatidium, though somewhat variable, was usually one, never seven.

The two corneagen cells cover the distal end of the ommatidium; their nuclei occupy the dorsal and ventral angles of this structure (Pl. 1 Figs. 1 and 3, *nl. crn*) and are separated by a line, which, though not visible in the protoplasm of their cells, is well marked in the corneal cuticula, the product of these cells. This line extends from the anterior to the posterior angle of the facet, and represents very probably the boundary between these two cells. My observations confirm those of CARRIÈRE (89, pag. 225) and of SZCZAWINSKA (91, pag. 541), according to whom there are only two corneagen cells for each ommatidium; REICHENBACH's (86, pag. 91) previous enumeration of four such cells in *Astacus* is, without much question, erroneous.

The four cone-cells are in contact with the proximal surface of the corneal hypodermis, and extend from this level to the basement membrane. When seen from the side (Pl. 1 Fig. 1), they present four distinctly marked regions; first, a relatively thin distal zone

containing their four nuclei (Figs. 1 and 4, *nl.con*); secondly, a more elongated portion nearly uniform in calibre and constituting the cone (Fig. 1, *con*); thirdly, a still longer part tapering gradually from its distal to its proximal end and reaching nearly to the rhabdome (Figs. 1 and 6); and, lastly, a proximal portion in which the ends of the four cells, as separate fibres, pass around the rhabdome to terminate finally on the distal face of the basement membrane (Figs. 14, 18, and 7, *fbr.con*).

According to Szczawinska (91, pag. 542), who has followed Patten (86) rather closely, the cone-cells in *Astacus* do not end in fibres as described in the preceding paragraph, but are directly continuous with the rhabdome, which is formed, in fact, by an enlargement of their proximal ends. The fibres that I have mentioned as proximal portions of the cone-cells have been identified by Szczawinska (91, pag. 545), but she has interpreted them as processes from the distal retinular cells (cellules de l'enveloppe externe) and not from the cone-cells. There are, however, only two such cells in each ommatidium, not four, as she states, and thus the number of fibres does not agree with the number of cells. Moreover, in sections from the distal end of the retinula (Fig. 14), it is easy to demonstrate not only the four fibres from the cone-cells (*fbr.con*), but also two fibres (*fbr.dst*) from the distal retinular cells. Since the connection of these fibres with their respective cells can be clearly shown in maceration-preparations as well as in serial sections, I believe that Szczawinska's interpretation of the four fibres is incorrect and that they really represent the proximal ends of the cone-cells.

In a previous paper on the eye in *Homarus* (Parker, 91, pag. 545), I tried to show that the rhabdome and cone-cells were separate structures, as first maintained by Max Schultze (68), and that the fibres from the latter terminated on the basement membrane. This conclusion has been fully confirmed by Viallanes (92, pag. 361) in his account of the eye in *Palinurus*, and Patten (90, pag. 354) also now accepts it, though among recent investigators he was the first and most active to declare for the continuity of rhabdome and cone-cells. In view of these facts, it seems to me that the idea of continuity must be abandoned and that the cone-cells and the rhabdome must be regarded as separate structures.

Of the distal retinular cells surrounding the cone, one is dorsal and one ventral in position as shown by their nuclei (Fig. 5,

nl.dst). Each cell completely covers two of the four sides of the cone from its distal to its proximal end, and continues beyond this proximally as a thick fibre, which is lost between the proximal retinular cells (Fig. 14, *fbr.dst*). The part of each cell applied to the cone always contains a rich deposit of blackish pigment granules. SZCZAWINSKA (91, pag. 545) states, as mentioned above, that there are four such cells (cellules de l'enveloppe externe) for each ommatidium, but, as CARRIÈRE (85, pag. 169) first showed, and my observations confirm his, there are only two.

The seven functional proximal retinular cells, enclosing the rhabdome, have been seen in *Astacus* by GRENACHER (79, pag. 125), CARRIÈRE (85, pag. 169), and SZCZAWINSKA (91, pag. 546). Their swollen distal ends contain each a nucleus, and their proximal ones become fibrous, pierce the basement membrane, and extend as retinal fibres (Fig. 1 *fbr. r*) to the first optic ganglion where they end in many fine branches (Pl. 2 Fig. 46, *fbr. r*).

In transverse sections of the retinula, in which the mutual relations of these cells can be best studied, the rhabdome presents a squarish outline (Pl. 1 Fig. 24), its four faces being distinguished from their positions as dorsal, ventral, anterior, and posterior. The first three mentioned are occupied each by two cells, which I have numbered 1 to 6 in the figures; the fourth, the posterior side, is covered by a single cell, numbered 7. The relation of the fibrous ends of the cone-cells and distal retinular cells to these seven cells is as follows (Pl. 1 Fig. 14): the fibres from the dorsal distal retinular cell and from the dorsal cone-cell lie between cells 1 and 2, and the fibres from the corresponding ventral cells between cells 5 and 6; the fibre from the anterior cone-cell between cells 3 and 4, and that from the posterior cone-cell between either 7 and 1 or 7 and 6.

The seven nerve fibres, representing the prolonged proximal ends of the seven retinular cells, pass through the basement membrane by means of four openings, each one of which, however, is in part occupied by fibres from an adjoining ommatidium. Numbering the fibres in correspondence with the cells from which they arise, the groups that are formed in passing through the basement membrane are as follows: fibre 1 from a given ommatidium (Fig. 19) unites with fibres 4 and 5 from a neighboring one, and forms a single group; fibres 2 and 3 unite with the neighboring fibres 6 and 7, and form a second group; fibres 4 and 5 unite with a neighboring fibre 1, and form a third group; and fibres 6 and 7 unite

with the neighboring fibres 2 and 3, and form a fourth group. This arrangement explains the occurrence of groups of three and four retinal fibres immediately below the basement membrane (Fig. 20), a condition also observable in *Homarus*. In *Palinurus*, according to VIALLANES (92, pag. 364), the fibres are arranged in much the same way as in *Astacus* except that there are five openings in the basement membrane instead of four, though the latter number occasionally occurs.

The axis cylinder of each retinal fibre in *Astacus* passes as a transparent shaft, the fibrillar axis, through the retinular cell to which the fibre belongs, and disappears in the region of the rhabdome without extending beyond the distal end of that structure (cf. Figs. 21, 20, 19, and 24, *ax.n*). The position at which the fibrillar axis disappears seems to me important as affording evidence in favor of the view that the rhabdome is the organ in which the optic fibres terminate. In an earlier paper (PARKER, 90, pag. 29), I described a similar axis in the retinular cells of *Homarus*, and I subsequently identified like structures in a number of crustaceans (PARKER, 91, pag. 116), results that have since been confirmed by VIALLANES (92, pag. 362) in his study of the eyes in *Palinurus*.

In addition to the seven functional retinular cells just described, an eighth rudimentary cell is present in *Astacus*, as in many and perhaps all other decapods. The nucleus of this cell is hidden among the nuclei of the other proximal retinular cells, and is seen with certainty only when these nuclei are counted. Such an enumeration can be carried out in a series of consecutive sections through a single ommatidium as shown in figures 8—13 (Pl. 1). Here the nuclei are numbered in correspondence with the cells to which they belong. The most distal section (Fig. 8) contains parts of nuclei 1, 3, and 7, which also appear in the next section (Fig. 9) together with a portion of nucleus 6. Nucleus 7 extends through to the third section (Fig. 10), in which nucleus 6 is also represented and a part of nucleus 2. The fourth section (Fig. 11) contains the remainder of nucleus 2 and parts of nuclei 4 and 5, both of which reappear in the fifth section (Fig. 12). The sixth section (Fig. 13) contains all seven cells and the eighth nucleus in its usual position on the dorsal face of cell 7; occasionally it occurs ventral to this cell but always associated with it.

The body of the eighth cell seems reduced to a minimum, for its nucleus appears to be without surrounding protoplasm. In sec-

tions deeper than that in which nucleus 8 lies, cell 7 usually presents a small body, to all appearances a fibre, either on its cell wall or occupying a deeper position apparently through involution (Fig. 14, *y*). Whether this body is the fibrous end of the eighth cell or not, I am unable to state with certainty, but its position and numerical relations favor this view.

Herrick (92, pag. 446) believes that the eighth retinular cell is present in *Alpheus*, but he could not demonstrate it in this crustacean as clearly as in *Palaemonetes*.

The rhabdome in *Astacus* is so favorable for investigation that I have made it the subject of rather careful study, hoping thereby to gain a clearer insight into its composition. I shall therefore describe it and its surrounding structures somewhat in detail.

The axis of the retinula, as can be seen in thin longitudinal sections (Fig. 7), is occupied distally by the cone-cells (*cl.con*), which, however, separate after passing only a short distance into the retinula and make their way as fibres around the rhabdome. The level at which this separation occurs marks the distal end of a pear-shaped cavity (*x*) whose walls are made by the necks of the retinular cells and whose contents consists of a slightly coagulable fluid. This cavity reaches to the distal end of the spindle-shaped rhabdome, which, in its turn, extends almost to the basement membrane (*mb.ba*). The relations of these different structures can be seen well in transverse sections. Figures 8—11, from the distal portion of the retinula, show the cone-cells in the axis of this structure; at the level represented by figures 12 and 13, the four cone-cells have separated, and the opening in the centre is the distal end of the pear-shaped cavity, which, however, is seen to better advantage in figure 14, where the fibres from the cone-cells (*fbr.con*) are also visible. The peculiar W-shaped distal end of the rhabdome is seen in figure 16; this expands rapidly to the squarish form characteristic of most transverse sections of this organ (Fig. 24) and retained by it nearly to its blunt proximal end (Fig. 18). The relative position of the cells and fibres that surround the rhabdome remains the same throughout its length (cf. Figs. 17, 24, and 18).

Although it might seem from figure 7 that the arrangement of the pigment at the distal end of the rhabdome would prevent the direct entrance of light into that structure, such is not the case; for, as can be seen in figure 16, portions of the rhabdome lie on the near and far sides of the one process that would be effective in this

respect, that of cell 7, and thus afford on either side of the retinular axis a transparent shaft by which light can enter the body of the rhabdome directly. It is possible, too, that in the fresh condition of the rhabdome the pigmented processes are not so prominent as in the preparation figured; the latter, however, represented a very typical longitudinal section.

The rhabdome when taken directly from the live animal has a uniformly reddish pink tint, and, as can be seen in longitudinal section (Fig. 7), is composed of a series of some twenty-two plates, the flat faces of which are transverse to the retinular axis. Each plate is subdivided into two half-plates by a plane vertical to its flat face and passing through the retinular axis. The division-planes of adjoining plates do not coincide, but are at right angles to each other, thus giving rise in each rhabdome to two sets of alternating plates; when the division-planes of one set are cut transversely and are consequently seen most clearly (Fig. 7), those of the other set are, of course, not visible, since they lie parallel to the plane of section. It will be remembered that the sides of the rhabdome were designated from their positions as dorsal, ventral, anterior, and posterior, and, since the division-planes in the plates are always parallel to one or other of these sides, the resulting half-plates may be distinguished as dorsal and ventral when the division-plane cuts the plate from its anterior to its posterior side, and anterior and posterior when the plate is cut dorsoventrally.

The half-plates of a given side of the rhabdome belong to the retinular cell or cells of that side; thus, the ten or eleven posterior half-plates belong to the single posterior retinular cell, number 7 (Fig. 7, *la. p*), and represent the rhabdomere of that cell; the corresponding anterior half-plates belong to the anterior cells, numbers 3 and 4 (Fig. 7, *la. a*), and represent the united rhabdomeres of these cells; i. e., these half-plates, as I shall presently show, are to be regarded as fused pairs of quarter-plates, the rhabdomeres in this case consisting of quarter-plates instead of half-plates. In the planes of the anterior and posterior half-plates, retinular cells 1 and 2, and 5 and 6 take no part in the formation of the rhabdome, their contribution to this structure being the ten or eleven dorsal and ventral half-plates, which, of course, alternate with the pairs of anterior and posterior half-plates and which must also be regarded as composed of quarter-plates. When the retinula is macerated, as WATASE (90, pag. 299) has shown in *Homarus*, its cells or pairs of cells

separate, retaining on their axial faces the rows of half- or quarter-plates belonging to them.

From the preceding account it must be evident that the rhabdomeres in *Astacus* and *Homarus* are not single continuous bodies, as, for instance, in *Porcellio*, but consist of a series of separate pieces, the half- or quarter-plates, which project from the retinular cell like the teeth on a rack in a rack and pinion. Because of this resemblance I propose to call such rhabdomeres toothed, to distinguish them from continuous simple rhabdomeres as in *Porcellio*. The same terms may be used to designate the rhabdomes formed by the union of one or other kind of rhabdomeres.

The structure of the toothed rhabdome, as I have described it, offers, I believe, an answer to a question that GRENACHER (79, pag. 124) raised concerning the origin of this organ and that, so far as I am aware, has never been satisfactorily settled. The fact that in transverse sections the rhabdome seems to be divided into four rhabdomeres inclined GRENACHER to believe that only four retinular cells were concerned in its production, though it is surrounded by seven such. From what I have said of the two kinds of plates in the rhabdome and their alternation, it must be clear that all seven cells produce rhabdomeres and that what GRENACHER took for the planes of separation between the four supposed rhabdomeres are really the division-planes between the half-plates. These planes, since they are at right angles to each other in adjoining plates, seem, in transverse sections thicker than one plate, to divide the rhabdome into four rhabdomeres.

The structure of the half-plates in the rhabdome is most clearly seen in preparations made by GOLGI's method. A retinula prepared in this way and cut transversely is shown in figure 24; the plane of section passes through a dorsoventral plate, i. e., components of the rhabdome belonging to retinular cells 1, 2, 5, and 6, and, as often happens with this method, only a portion of the preparation is colored, in this case the quarter-plate belonging to cell 2. As is easily seen, this consists almost entirely of fine fibres, which extend from the plane of separation between the two half-plates to cell 2. This cell itself differs in appearance from the others in that its fibrillar axis is obscured by a deposit of silver precipitate similar to that which colors the fibres themselves; nor is the coloration limited to this plane only, but, as I demonstrated to my satisfaction by studying successive sections, it extends distally and proximally

through cell 2 and reappears in most of the quarter-plates belonging to this cell, the other elements of the retinula remaining almost entirely unaffected; in other words, the silver stain here, as in other cases, effects a given cell and the structure produced by it, but does not necessarily color neighboring cells. It was from seeing preparations such as this (Fig. 24) that I was led to regard the dorsal, ventral, and anterior half-plates as composed each of two quarter-plates, though I could never find a plane of separation between them as between the pairs of half-plates.

The fibres belonging to the other cells, 1, 5, and 6, in the section just mentioned are parallel to those of cell 2, as may be demonstrated in corresponding sections in which the fibres of all four cells are colored, and, as all dorsoventral plates agree in this respect, the general statement may be made that all the fibres in dorsoventral plates agree in having a common dorsoventral direction.

In the anteroposterior plates the relation of the fibres to the cells and division-planes corresponds to that in the dorsoventral ones; i. e., the direction of the fibres in the former is anteroposterior, or at right angles to that in the latter. When a rhabdome in which the fibres are colored is cut so that the section includes parts of adjoining plates, the fibres appear to cross one another (Fig. 25); of course, in such cases the two sets lie at different levels.

In longitudinal sections made parallel to one face of the rhabdome, the fibres in one set of plates would be cut longitudinally, in the other transversely. Figure 23 represents such a section, in which, however, the fibres from only two cells are colored; those belonging to the cell on the left of the rhabdome are seen in longitudinal section and appear as thick lines; those in the alternating plates of the right half of the rhabdome are cut transversely and appear as dots.

The fibres, as may be seen in the figures given, are always unbranched; of their two ends, one is buried in the retinular cell and the other usually reaches the division-plane between the two half-plates. Not infrequently fibres are seen that are not so long as this; I am uncertain whether these are really short ones, or of normal length but only partially stained (cf. Fig. 24). Occasionally some seem to pass through the division-plane and extend as rather delicate processes into the adjoining half-plate (Fig. 24); this I am inclined to regard as the result of the spreading of the silver from the deeply colored fibres of one half-plate to a few in the adjoining

half-plate and not due to the penetration of fibres from one half-plate into another.

At the base of each half-plate where the fibres meet the retinular cell (Fig. 23), the pigmented substance of the cell extends as a blunt process into the plate. In this way, transverse pigment bands are produced on the four surfaces of the rhabdome. Since each band marks the attached face of a half-plate and since antero-posterior plates alternate with dorsoventral ones, the well-known alternation of the pigment bands on adjacent sides of the rhabdome and their coincidence on opposite sides are easily understood.

The precise nature of the fibres is by no means easily determined. That they are not purely artificial products of GOLGI's method is shown, I believe, in two ways: first, they occur only in the rhabdomes and have a definite arrangement conformable with the structure of these bodies, conditions that would not be expected if they were simply artificial products, and, secondly, they can be demonstrated in some crustaceans, as, for instance, in *Porcellio* and *Serolis* without the use of this method[1]. In deciding on their nature, one structural feature that they present is of considerable importance; in ordinary sections it is not uncommon to see streaks free from pigment extending from the base of the fibres in the rhabdome through the pigmented substance of the retinular cell to its fibrillar axis as though the fibres and the axis were in direct anatomical continuity, and in preparations made by GOLGI's method, the silver salts often take this course, coloring the connecting streaks and the fibrillar axis as well as the fibres themselves. This favors the view that the fibres represent the distal terminations of the constituents of the fibrillar axis, and throws some light on the following peculiarity of the rhabdome, as contrasted with a nerve fibre, in their relations to heat. When a perfectly fresh nerve fibre is heated to 50° C., it contracts about $^1/_4$ or $^1/_5$ its original length; when a fresh rhabdome is similarly treated, it becomes thinner and

[1] The fibrous structure of the rhabdome has, in fact, already been recorded in a number of arthropods. It is probable that what MAX SCHULTZE (68, pag. 14, Pl. 1 Fig. 12) described and figured as lamellae in the plates of the rhabdome in *Astacus* were really fine fibres seen from the side. PATTEN (86, pag. 629), however, was the first that recognised fibres as such in the crustacean rhabdome. Similar structures have been observed by WATASE (90, pag. 291) and myself (91, pag. 117) in *Serolis*, by WATASE (90, pag. 303) in *Limulus*, and by WILLEM (92, pag. LXXX etc.) in *Lithobius* and *Polyxenus*.

elongates about $^1/_6$ its length, i. e., it contracts on the lines of its fibres, which are at right angles to its length, in precisely the same way that the constituents of the nerve fibre do; in other words, the substance of a nerve fibre and of the fibres of the rhabdome behave similarly towards heat. For these various reasons I have been led to regard the fibres of the rhabdome as nervous structures, the distal ends of the fibrillae of the retinal nerve fibres.

As can be seen in transverse sections of the half-plates, these nerve fibrillae constitute the greater part of the mass of the rhabdome, the interfibrillar substance being limited to a comparatively small space. Whether the fibrillae are simply fluid-filled pores in this substance or delicate rod-like bodies imbedded in it is difficult to say, but whichever they may prove to be seems to me to have little bearing on their nervous nature so long as the same question concerning nerve fibrillae in general remains open.

If the finer structure of the rhabdome, as presented in the foregoing paragraph, is not directly opposed to Grenacher's (79, pag. 158) conception that this body is the cuticular product of the retinular cells, it offers, at least, little support for that view and still less for Watase's (90, pag. 291) opinion that the organ is a chitinous product. To me the rhabdome seems in no sense a secretion, but rather a differentiation of a portion of the protoplasm of the retinular cell, much as muscle substance is the product of a muscle cell, a view already expressed by Johansen (92, pag. 353) in his preliminary account of the development of the eyes in *Vanessa*.

The diagrammatic figure 60 (Pl. 3) gives, by way of summary, the complete outline of one of the seven elements that unite to form a retinula. The swollen distal end containing a nucleus tapers into a neck, which forms part of the wall of the pear-shaped cavity and which leads directly to the body of the element. The axial side of the body is marked by about ten transverse waves, each of which carries on its crest a segment of the toothed rhabdomere. The proximal end of the body becomes fibrous, pierces the basement membrane, and, as a retinal nerve fibre, extends to the first optic ganglion where it ends in many fine branches. The fibrillae from the segments of the rhabdome unite in the body of the element to form its fibrillar axis, which is continued proximally as the axis cylinder of the retinal nerve fibre and resolves itself into fine branches in the first optic ganglion. In all parts of the element, except in the true nervous structures just mentioned and in the nucleus, there

is, as a rule, a rich deposit of fine blackish pigment granules. The whole element thus briefly outlined represents a single cell, or, adopting the term suggested by WALDEYER (91, pag. 52) for such nervous elements, a neuron.

c. Migration of Retinal Pigment.

The changes in position produced in the pigment of crustacean eyes by the action of light and darkness have been described, so far as I am aware, by only two investigators, SZCZAWINSKA and EXNER. In the account by SZCZAWINSKA (91), these changes are dealt with chiefly from an anatomical standpoint, while EXNER (91) has regarded them rather in the light of their physiological significance and has brought them into intimate relations with his theory of vision in compound eyes. Both EXNER and SZCZAWINSKA have studied the crayfish, and, though their results agree in the main, these still present differences important enough to call for reinvestigation.

The method that I finally adopted for preparing the eyes was somewhat more complicated than that formerly used, but the greater exactness of the results yielded by it seems to me to justify its employment. The extreme conditions to which I subjected the crayfishes were, on the one hand, darkness as complete as could be obtained in a closed dark-room and, on the other hand, daylight bright but diffused. As my object was to study the normal action of the eyes, I tried to reproduce, so far as the light was concerned, the extreme natural conditions under which the animal lived, and I did not resort to the use of excessively bright light, such as direct sunlight, etc., as used by SZCZAWINSKA and which, as she remarks, often kills the animals. To ward against possible individual variations in the amount of pigment in the eyes, I prepared both eyes in each animal, one after subjecting the animal to the light for four hours and the other after it had been in darkness for the same period. As the removal of one eye does not interfere with the normal action of the other, so far as I could observe, I see no objection to this method of procedure, which certainly has the advantage of allowing a closer comparison of the condition in the two eyes. The eyes subjected to darkness were prepared *without exposure to light*, usually by hardening the tissues of the animal as a whole. This I did by means of water at about 90° C.; the heat

penetrates and fixes the tissue almost at once. In this respect it is, perhaps, a safer reagent than fluids that enter the tissues more slowly and thus allow an opportunity for slight changes in the position of the pigment. However, on comparing eyes hardened in alcohol or corrosive sublimate with those prepared in hot water, I never discovered any important differences so far as the position of the pigment was concerned.

As may be gathered from the anatomical description already given, the pigment in the retina of *Astacus* is of two kinds, fine blackish grains, and flakes of an irregularly crystalline substance, yellowish by transmitted light but whitish in reflected light. These two substances are contained in different cells; the flaky material fills the accessory pigment cells and constitutes what EXNER calls the tapetum, while the blackish grains are found in the distal and proximal retinular cells, corresponding to what EXNER has termed the iris and the retinal pigment respectively.

The pigment in the proximal retinular cells is easily affected by light. In diffused daylight, it is present throughout the retinular cell from its distal nucleated end to a point in its fibrous prolongation some distance below the basement membrane, the concentration of the pigment, however, being around the distal end of the rhabdome (Pl. 1 Fig. 1); in other words, by means of this pigment the whole rhabdome is protected from the approach of light except at its distal end, where light can gain access to it through the small aperture by which the four cone-cells penetrate the distal end of the retinula, as previously described. Under similar circumstances, essentially the same arrangement of pigment was observed by SZCZAWINSKA (91, pag. 552) and by EXNER (91, pag. 109).

In eyes that had been prepared in perfect darkness, the pigment of the proximal retinular cells was found to have migrated completely into the retinal fibres below the basement membrane (Pl. 1 Fig. 2); in other words, in complete darkness, no part of the rhabdome remains covered by black pigment; and, except for the protection that its proximal end receives from the accessory pigment cells, it is accessible to the light from all sides. The extreme position of the pigment by which this condition is produced has been observed by EXNER (91, pag. 109). According to SZCZAWINSKA (91, pag. 552), however, the pigment does not retreat proximally further than the middle of the rhabdome. I have observed this condition in crayfishes that have been kept in the dark and whose

eyes have been preserved immediately on exposing the animals to the light. As this seems to have been SZCZAWINSKA's usual method of procedure, it is easy to understand why she never observed the pigment in its more extreme position as seen by EXNER and myself. In all cases, however, in which the eyes were prepared in darkness after having been kept there some hours, the absence of retinal pigment on the distal side of the basement membrane was easily demonstrated.

In dim light, as might be expected, this pigment occupies a position intermediate between the two extremes just described and covers the proximal half or two-thirds of the rhabdome. From its action it seems to be a means of controlling the access of light to the rhabdome; when much light enters the eye, it covers the rhabdome all but the distal end; on decreasing the amount of light the exposed surface of the rhabdome is increased, till finally in perfect darkness the whole rhabdome is uncovered.

Since the changes shown by the pigment in the distal retinular cells are not so easily observed as those in the cells last described, it is not surprising that the accounts of SZCZAWINSKA and EXNER do not agree in this instance as well as in the former. Each distal retinular cell, it will be remembered, consists of two parts: a flat portion, which may be called the body of the cell and which covers two adjacent faces of the cone, and a process, which extends from the proximal edge of the body to the retinula. In regard to the distribution of pigment in these parts, considerable individual variation occurs, and I begin by describing a case that may be said to represent one extreme of these differences.

In a left eye prepared in darkness, pigment was observed only in the bodies of the distal retinular cells (Pl. 1 Fig. 2), their proximal processes containing none of this substance; in other words, the pigment was lodged entirely between the cones as observed by EXNER (91, pag. 73) and by SZCZAWINSKA (91, Pl. 17 Fig. 1). In the other eye from the same animal prepared in daylight, the pigment had evidently migrated proximally (Pl. 1 Fig. 1), not, however, as a pigmented cylinder sliding over the cone as described by EXNER, but as pigmented processes, one for each cell as stated by SZCZAWINSKA (91, pag. 545). When viewed from the side, however, these processes seem like the edges of a cylinder cut longitudinally, an appearance that probably misled EXNER. In serial transverse sections, however, the fibrous form of the processes can be demonstrated

beyond doubt (Pl. 1 Fig. 6, *cl.dst*). These pigmented processes, as might be expected, are not new structures, but are the transparent processes of the distal retinular cells partly filled with pigment from the body of the cell. The largest migration that the pigments made, was over a distance about equal to the length of the cone. EXNER (91, pag. 73) states that, after the proximal migration has taken place, only a few traces of pigment are left between the cones; and SZCZAWINSKA (91, pag. 552) says that the change renders the pigmented cylinder of the cones in part imperfect. Although the subtraction of pigment granules from between the cones may render that region somewhat less impervious to light, certainly more pigment remains behind than passes into the processes, and I never observed such a deficiency in what was left as SZCZAWINSKA (91, Pl. 17 Fig. 2) figures. In this case, then, the change from darkness to light induces the migration of a small part of the pigment from the body of the cell into its proximal process.

The opposite extreme to the case just described was as follows: the pigment of the distal retinular cells, when prepared in darkness, occupied not only the body of these cells, but also the distal portion of their proximal processes, so that their appearance was almost identical with that produced by the action of light in the former instance. The light, in this case, caused the pigment in the processes to migrate still farther till it nearly touched the proximal retinular cells. In both cases, then, the light produced the same effect, a proximal migration of the pigment; in the first instance, this began in the body of the cell, but, in the second, it began in the process itself. Since in these experiments the action of light and of darkness was tried one on the right and the other on the left eye of the same crayfish, and since in all preparations the pigment of the proximal retinular cells reacted normally and fully, I believe that I am justified in interpreting the conditions in these two extreme cases as due to individual variations and not caused by pathological changes. This conclusion is supported by the fact that, in the four pairs of eyes that I have cut, the changes in the pigment of the distal retinular cells show considerable variation as contrasted with the uniformity of the changes in the proximal cells.

Although the pigment in the distal retinular cells migrates in the direction that EXNER has stated, the fact that it has the form of a narrow process instead of a cylinder might at first sight seem to offer a serious objection to his explanation of these changes and

open the question as to whether his descriptions of the corresponding changes in other crustaceans are not faulty in this respect. With a view to partially answering this question, I studied the changes in the pigment of *Palaemon*, one of the best instances given by EXNER, and I can fully confirm his statements regarding this crustacean; *Palaemon* certainly possesses a pigmented cylinder, which, under the influence of light or darkness moves proximally or distally over the united cone-cells. This shows that, though EXNER's view may require some modification for certain crustaceans, as, for instance, *Astacus*, it may still hold good for others. Nor do the modifications required by *Astacus* necessitate any serious changes, for, if, in the presence of increased light, a pigmented cylinder is an optical advantage below the cones in obstructing oblique rays, pigmented processes in a similar position would answer the same purpose, though, of course, their action would probably be less complete. I regard the proximal processes of the distal retinular cells in *Astacus* as an apparatus of this kind, incomplete in one sense and yet efficient enough doubtless to meet the requirements of the animal.

Concerning the accessory pigment cells with their whitish pigment, SZCZAWINSKA (91, pag. 552) states that under the influence of light they shorten and swell slightly. EXNER (91, pag. 105), however, was unable to identify with certainty any movement in these cells in *Palaemon*, and regards the changes that they appeared to undergo as due to the fact that in different conditions of illumination they were differently covered by the blackish pigment of the proximal retinular cells. My own observations on *Astacus* support EXNER's conclusion; in eyes preserved in darkness, as well as in those prepared in light, the accessory pigment cells extend from the middle of the rhabdome to the distal face of the basement membrane, and in these two conditions showed, as far as I could observe, no difference in form. I therefore conclude that they are not affected by light or darkness.

In a retina exposed to light, the black pigment in the proximal retinular cells lies between the accessory pigment cells and the rhabdome; but, in one from which the light is excluded, the black pigment migrates to a region below the basement membrane, and there is no opaque substance intervening between the accessory cells and the rhabdome. If, under such circumstances, a small amount of light were to enter the retina and pass to the proximal end of the rhabdome without being absorbed, it would probably be reflected

through the rhabdome again by these cells, thus doubtless increasing the stimulation of that organ. The fact that reflection would be most needed in faint light and that under such circumstances the accessory cells are in a position to act most efficiently as reflectors suggests this as their function.

The blackish pigment grains are contained within the distal and proximal retinular cells, and in their migrations they remain entirely within the walls of these cells. Since the cells have about the same form after the migration of the pigment as before, I find it difficult to explain this change without assuming that it is produced as in vertebrates by a protoplasmic streaming. Certainly in *Astacus* no muscles are concerned in the change, though the case may be different in *Palaemon.*

By way of summary it may be stated that the black pigment of the distal and proximal retinular cells is a means of controlling the amount and quality of the light that reaches the rhabdomes. In comparative darkness, the absence of pigment around the rhabdome, as well as the absence or shortness of the pigmented processes from the distal retinular cells, renders the rhabdome far more easily accessible to light than in the conditions presented in the brightly illuminated eye. In faint light, rays from a variety of directions can reach the rhabdome; in bright light, the more oblique rays are excluded and only those more nearly parallel with the ommatidial axis enter it. When least light enters the retina, the accessory pigment cells are most exposed and can consequently act most effectively as a reflecting apparatus.

d. Theories of vision.

The numerous theories that have been proposed to account for vision in compound eyes differ from one another in one or both of the following particulars: first, as to which structure in the eye is the perceptive organ, i. e., is concerned with the reception of light and the production of the impulse transmitted by the optic nerve; and, secondly, as to the number of simultaneous but distinct impressions that each such organ can receive, i. e., whether each organ is a perceptive surface for a whole picture or for only one element in a picture.

In determining which are the perceptive organs, facts concerning the structure of the eye are of no small importance; these organs

must, on the one hand, be connected with the exterior by means of structures capable of transmitting light to them, and, on the other hand, they must have nervous connections with the brain. Of the various views known to me concerning their location, that suggested by LOWNE (84) seems least successfully in meeting the requirements mentioned above. According to this investigator the perceptive elements do not occur in what is usually termed the retina, but in what I have designated the first optic ganglion, where they are represented by a layer of bodies called by VIALLANES (92a, pag. 391) the neurommatidia. This layer, however, as I shall presently show, is not accessible to light nor does it represent the distal termination of the optic fibres, two facts that appear to me fatal to LOWNE's view. So, too, WAGNER's (35, pag. 372) opinion that the pigmented sides of the cone form a perceptive surface, as well as LEYDIG's (55, pag. 416) and PATTEN's (86, pag. 692) belief that the cone itself is the perceptive body, seems to me erroneous, since these structures, though accessible to light, have been shown to be without nervous connections. Objections can also be raised against VIALLANES' opinion that the pigmented distal ends of the proximal retinular cells are the perceptive structures and that the pigment itself plays an essential part in the production of the visual impulse. If these cells act as VIALLANES believes they do, it is not easy to understand why the axis cylinder extending through each of them does not terminate in their distal ends instead of in the rhabdome as admitted by VIALLANES himself. Moreover the fact that albino animals, such as rabbits (cf. ANGELUCCI, 78, pag. 377) are able to see, though the postretinal epithelium of their eyes is devoid of pigment, shows conclusively that this pigment does not play the essential part in vision that VIALLANES ascribes to it; and, further, since this view, like that of WAGNER, LEYDIG and PATTEN, offers no explanation for the presence of the rhabdome nor for the migration of the pigment in the retinular cells, I believe that it, like the others, must be abandoned.

Unsatisfactory as these different opinions are, there is still one against which it seems difficult to raise serious objections and that is the opinion first clearly expressed, I believe, by MAX SCHULTZE (68, pag. 12) and afterwards defended by GRENACHER (79, pag. 157) that the rhabdome is the perceptive organ. The fact that the dioptric apparatus of the eye transmits light to the rhabdome but no further, that there are nervous connections between rhabdome and

brain, and that no other structure in the retina possesses both of these peculiarities, is strong evidence in favor of the perceptive nature of this body. Moreover, granting this conclusion, the changes undergone by the pigment become perfectly intelligible, for they are obviously directed toward controlling the quantity and the quality of light that reaches the rhabdome. These various reasons, I believe, justify the conclusion that the rhabdome is the perceptive organ of the retina.

Having reached this point, there still remains the question concerning the character of the impressions made upon the rhabdomes: does each rhabdome perceive a complete picture or only one element in a picture? This problem may be approached from two sides; we may first try to ascertain the character of the image thrown on the rhabdome by the dioptric apparatus, and secondly, by examining the finer structure of the rhabdome itself, we may attempt to determine to what extent it is capable of perceiving an image.

Concerning the character of the image thrown by the dioptric apparatus, there are already a number of conflicting observations and opinions. From the time of LEEUWENHOEK, investigators have been more or less familiar with the fact that each facet in the corneal cuticula is capable of projecting at a short distance behind itself a small inverted image of an object held in front of it. In a carefully prepared fly's eye, GOTTSCHE (52, pag. 488) believed that this image was to be seen at the proximal end of the cone, and, regarding it as functionally significant, he raised the question of how and where it is perceived. MAX SCHULTZE (68, pag. 27), who, as we have already seen, correctly interpreted the rhabdome as the perceptive organ of the retina, took the suggestion from ZENKER that the denser material of the proximal part of the cone-cells might cause a proximal displacement of one of the foci of the dioptric apparatus, and believed that in this way an image might be thrown on the rhabdome. VIALLANES (92, pag. 372) states that, in the eyes of insects and crustaceans prepared by a method essentially similar to GOTTSCHE's, a small inverted image could be observed at the distal end of each retinula. It is, then, a matter of observation that for each ommatidium in freshly prepared eyes a small inverted image occurs not far from the distal end of the rhabdome.

These observations are directly opposed to those of EXNER (91), who, after preparing the rather resistant dioptric apparatus of *Lam-*

pyrus by carefully removing the nervous layer of the retina and all pigment, observed, near the level formerly occupied by the perceptive layer of the retina, a single erect image produced by the combined action of the separate dioptric organs of the eye. These organs when uninjured never gave rise to small inverted images as described by other investigators. The contrast between EXNER's observations and those summarised in the preceding paragraph must be evident.

The grounds upon which these two opinions are based are not wholly unassailable; in the method of preparation used by GOTTSCHE and VIALLANES, the uncertainty as to whether the structures left in the eye retain their normal positions or not must be evident to any one who has attempted such experiments, and the complete removal of pigment, as practised by EXNER, obviously leaves the dioptric apparatus in a condition far from normal. It is also important to bear in mind that neither EXNER nor the advocates of the opposing theory have ever observed images in or on the perceptive organs themselves; what they have seen has been located near the perceptive elements or at best in a position formerly occupied by these bodies. That the character of the image in the rhabdome itself has not been ascertained is due in great part to the technical difficulties involved in such an operation. *Astacus*, however, on account of the very large size of its ommatidia, is more favorable for such experiments than other crustaceans; and it is chiefly due to this fact, rather than to any technical advance, that I have been able to observe the image in the rhabdomes of this crustacean.

For this purpose I prepared the eyes in the following manner. A perfectly fresh eyestalk was so placed in a freezing microtome that, beginning at its proximal end, transverse sections could be cut from it till only the hemispherical distal end containing the retina remained. It was easy to determine from the appearance of the pigment on the cut surface what plane in the retina had been reached, and there was no difficulty in making preparations for any desired level. The preparation having been cut, it was removed from the ice and placed on a cover-glass, its flat face being next the glass. This transfer was made before the retina had thawed out; for, after it had become soft, it was found impossible to move it without seriously displacing the ommatidia. The preparation was usually fixed to the cover-glass by a very small amount of Canada balsam, care being taken, however, to keep the balsam from entering

the retina or spreading over the face of the corneal cuticula. The preparation was then inverted over a small glass box containing enough water to bathe its convex surface, and the whole apparatus was placed under the microscope so that the cut surface of the preparation could be inspected. In preparations that had been carefully made, the ommatidia were found still regularly arranged as in life, and, since the front face of the eye was bathed in water and the retina was permeated with normal fluids, and, further, since all the refracting surfaces artificially introduced were rendered ineffective by being at right angles to the light, it was assumed that the requirements for exact observation were complied with. Since it was necessary to make the preparations in the light, the experiments were conducted on eyes in which the pigment had taken the position characteristic for a retina brightly illuminated.

The results obtained were briefly the following. Light never penetrated the eye to the depth of the basement membrane; for this always appeared uniformly black, even when the front face of the retina was illuminated with sunlight reflected from a plane mirror or with the rays from a strong electric arc-light. This observation, if correct, seems to me, as previously stated, to render Lowne's theory untenable. When the preparation was made so that the proximal ends of the rhabdomes were exposed and the retina was illuminated with strong sunlight or light from an electric lamp, the rhabdomes appeared as small irregular pinkish areas, but the light which they contained was so faint that the presence or absence of an image in them could not be satisfactorily determined. When the preparation was made so that the distal ends of the rhabdomes were exposed, these bodies appeared, even when illuminated with diffused daylight, as small pinkish areas set in an opaque black field. Each rhabdome was uniformly bright and presented not the least indication of an image within its area. When a lamp was used and the amount of light given out by it was made to vary, these variations, even when very slight, were observable in the rhabdome. When an opaque object, such as a pencil, was held in the light between the lamp and microscope, its position was marked by the darkening of certain rhabdomes, and, when it was moved to and fro, the order of succession in which the rhabdomes became dark showed conclusively that it was represented in the retina as a whole by a single erect image.

In preparations that were made for a level slightly beyond the distal ends of the retinulae and that showed, consequently, only the

proximal ends of the groups of cone-cells, the presence of the single erect image just mentioned was easily verified, and, though its outline could not be called sharp, its general form could be easily recognised. It was, of course, only well seen in the central part of the retina; for, owing to the radial arrangement of the ommatidia, the sides of preparations made as I have described are always unfavorable for study. In this central region I never observed the small inverted images claimed by VIALLANES to be present at this level in each ommatidium.

These observations are important in two respects; they show that, when the rhabdome is surrounded by pigment, its whole length can be penetrated only by very strong light, though its distal end can always be illuminated even by diffused daylight, and, secondly, they confirm the belief entertained by MÜLLER, GRENACHER, and EXNER that the image in the compound eye is a single upright one for the whole retina, whose perceptive elements, the rhabdomes, receive each a single impression.

Granting this conclusion, it might fairly be asked, what, then, are the small inverted images seen by so many investigators? The presence of these images under certain conditions is beyond question. When the corneal cuticula is carefully cleaned and properly mounted under the microscope, each facet produces a remarkably sharp, bright image of objects in front of it, even the comparatively flat faced facets of *Astacus* being no exception to this rule. These images, as ZENKER surmised, can be made to occupy more proximal positions by filling the region in which they are formed with denser media, as the following observations on the facets of *Carcinus maenas* show. When the distal face of the cleansed corneal cuticula of this crustacean is immersed in water and the proximal concavity occupied with air, the image is seen at a distance of 9 μ behind the proximal face of the facet; with water in the proximal concavity it is formed at a distance of 17 μ, and with glycerine, at 21 μ. I have made preparations of the eyes of *Musca* and *Carcinus* as GOTTSCHE and VIALLANES did, and in both cases I saw the small inverted images described by these investigators. As is implied by VIALLANES, these images are certainly produced by the corneal facets and displaced proximally by the denser transparent material of the retina, but that their formation is a normal process is by no means so certain. In both *Musca* and *Carcinus*, the substance of the cones is so soft that when these bodies are freshly removed from the eye it flows like a thick

liquid; and, when a number of cones are removed together, though their outlines are at first distinguishable, they soon melt into an almost homogeneous, transparent mass. This usually takes place also when the retina is prepared according to GOTTSCHE's method, and thus a homogeneous mass is produced by which the images from the facets are simply displaced to a deeper region in the eye. As these images were not observed in preparations in which the structure of the cones was unaltered, it seems to me that they must be regarded as functionally unimportant, and I account for them by the fact that one part of the dioptric apparatus, the facet, has remained intact, while another part, the cone, has been rendered ineffective by an alteration in its structure.

Having reached the conclusion that the normal retinal image is of such a character that each rhabdome receives only a single impression, there still remains the question: Does the finer structure of the rhabdome justify this conclusion? Granting the fibrillar structure of this body, it might be assumed that each fibrilla represents an isolated perceptive organ, the whole rhabdome thus constituting a perceptive field like the human retina. The distribution of the fibrillae, however, does not favor this view; for, whether we assume them to be effected by light only at their free ends or throughout their entire length, they never present a mutual arrangement favorable for the reception of separate impressions. The fact that the quarter-plates of fibrillae from one retinular cell alternate vertically with those from another so that the same kind of light would effect both sets of fibrillae, is directly opposed to the idea that each rhabdome receives numerous separate impressions. In fact, the structure of the rhabdome seems admirably adopted for destroying precisely this difference. VIALLANES (91a, pag. 396), however, assumed that each retinula represented seven perceptive organs capable of perceiving each a single impression. Without raising the question why these seven elements are united to form a retinula, I believe we can grant what VIALLANES claims and still have difficulties enough to explain how seven perceptive organs, such as the retinular cells, can be very effective in perceiving an image such as that which VIALLANES believes to be thrown on them. The images figured by him are altogether too rich in details for such a retina, and I side with GRENACHER (79, pag. 152) in the opinion that, if seven is the greatest number of separate perceptive elements that can be assumed for each retinula, it is more likely that the retinula receives only

one impression than many. Owing, however, to the peculiar overlapping of the quarter- and half-plates of adjoining rhabdomes as previously described, even this assumption seems to me inadmissible; for, in conformity with this overlapping, there can in reality be only three retinal elements in each rhabdome. This number is obviously too small to constitute any serviceable retina, and I, therefore, believe that, both from the character of the image thrown on the rhabdome and from the structure of this body itself, we are justified in concluding that each rhabdome is a perceptive organ for a single impression.

To this conclusion the objection might be raised that the function ascribed to the rhabdome is altogether too simple to require such a complicated structure as this organ possesses. But this objection seems to me falsely grounded, for, though each rhabdome cannot receive more than a single impression at a time, it does not follow that the impressions themselves cannot be complex; in fact, I believe we must assume them to be so, since the animals give every evidence of distinguishing between lights of different intensity as well as of different colors. It, therefore, seems to me possible that the complex structure of the rhabdome is necessitated by its complex function. Thus, as was previously stated, diffused daylight enters only the distal portion of the rhabdome, while strongest light is required to penetrate to its proximal end. Since diffused daylight can, therefore, stimulate only the more distal fibrillae, while light of greater intensity effects not only these but also fibrillae in more proximal positions, it is conceivable that the difference in intensity between any two impressions might be expressed by the difference in numbers of fibrillae thrown into functional activity in the two cases. If this be true, an efficient rhabdome would consist of numerous fibrillae placed at different levels in respect to the light. Why, as is actually the case, there should also be many fibrillae at the same level is not easily understood, unless we assume that there are different ones for the perception of different colors, in which case the series might be repeated at successive levels. But whether this be true or not, it must be remembered that on the sides of our own retinas, the elements are more numerous than the impressions we receive, and, though I am as unable to explain this excess as I am that in the rhabdome of *Astacus*, the facts that such an excess really exists, proves, I believe, that the objection mentioned in this paragraph is, after all, without weight.

Although the foregoing conclusions that each rhabdome receives a single impression and that the retinal image is a single erect one, supports, in all essential respects, MÜLLER's theory of mosaic vision, it is possible, as EXNER has recently shown, that in some instances the retinal images are not formed in precisely the way that MÜLLER supposed. MÜLLER believed that, of the rays of light entering a given ommatidium, only such as were approximately parallel to its longitudinal axis were conducted to the perceptive organ at its base, the rest being absorbed by its pigmented walls, and, further, that the light received by one ommatidium had no influence upon the perceptive elements of adjacent ommatidia. In this way each ommatidium produced independently one block in the upright mosaic image formed by the mutual action of all ommatidia. EXNER, likewise, believes that retinal images can be formed essentially in this way and has called them apposition images. In eyes in which a complete pigment sheath extends from the cone to the rhabdome, only apposition images would be possible, but there are also eyes in which the region between rhabdome and cone proper contains little or no pigment, and in such cases it is conceivable that the light entering the cone of one ommatidium might reach the rhabdome of another or possibly, several others, as EXNER believes. This might seem at first sight to interfere with the clearness of vision, but, as EXNER has shown in some instances at least, the dioptric organs of the eyes in question are so constituted that they each form a relatively large erect image near the level of the rhabdomes, and these images overlap one another so that the details in one coincide with the details in another, thus giving rise to a single erect image for the whole retina; in other words, the light that emanates from one small luminous object in the field of vision and enters the retina, even though it does so by means of many cones, is finally concentrated at one point in the sensory layer. The image thus formed has been appropriately called by EXNER a superposition image and differs from an apposition image, all other things being equal, only in its greater brightness; i. e., one mosaic block in an apposition image is formed by the axial rays from one cone; the corresponding block in a superposition image is formed by the corresponding rays plus many others that, after entering the retina through neighboring cones, are turned by these so as to meet the given axial rays at the level of the perceptive layer.

It is not my purpose to enter into a discussion of the optical means

by which such superposition images may be produced. So far as my own observations are concerned, I know of nothing that is in disagreement with EXNER's belief that each dioptric organ acts as a »lens-cylinder«, an optical contrivance that this author (cf. EXNER, 91, pag. 1) has ably described and that seems perfectly capable of producing the requisite images.

A question more directly connected with the present studies concerns the character of the retinal images in *Astacus*: are they apposition or superposition images? The fact that the pigment plays so important a part in determining the kind of image in a given eye, and, further, that in *Astacus* it presents two extremes in its arrangement, one for bright and one for dim light, requires that this question be asked for both conditions. Since the region of the retina between the cones and the rhabdomes is for the most part devoid of pigment, a superposition image might be expected; but, for a satisfactory answer, evidence of a more conclusive nature must be had. This I have tried to obtain in the following manner.

A frozen preparation of a fresh retina, such as I have already described (cf. pag. 29), was made for the distal end of the rhabdome, placed in the usual way under the microscope, and illuminated by rays from a lamp some two metres distant. It will be remembered that in a superposition image each rhabdome receives light from a number of cones, whereas in an apposition image the light entering any rhabdome comes from a single cone. With this difference in mind, I placed directly below the preparation, i. e., between it and the source of light, a sliding diaphragm composed of a glass plate carrying a piece of tinfoil in which there was an opening a little smaller in diameter than a facet. By moving this back and forth I could illuminate either one cone or the whole retina. In using the apparatus two precautions were to be observed; first, it was necessary to bring the diaphragm to rest with its opening opposite a facet and not between facets. The correct position could easily be judged from the rhabdomes, for it was possible to place the diaphragm so that only one rhabdome showed light. The second precaution was to place in the eye piece of the microscope a diaphragm with a very small opening so that the light that passed through the sides of the retinal preparation when fully illuminated could not reach the experimenter's eye and thus interfere with accurate observation. Having set up the apparatus, I attempted to decide whether a given rhabdome, after being illuminated by light entering it

through a single cone, became brighter when the same kind of light fell on the surrounding cones. Repeated trials convinced me that this was not the case; at least, on sliding the diaphragm, I could perceive no change in the brightness of the rhabdome, though, when a piece of slightly smoked glass was introduced between the source of light and the microscope, the light in the rhabdome was perceptibly diminished. I therefore believe that the image received by the retina in *Astacus* when the pigment is arranged for bright illumination is an apposition image.

The character of the image in eyes in which the pigment is arranged for dim light was not easily determined on account of the difficulty of making preparations. This was necessarily done in the light, and, though the eyes were prepared immediately on being taken from the darkness, the exposure to light sufficed often for a complete return of the pigment to its position for bright illumination. I was, therefore, finally obliged to experiment with preparations cut, not at the level of the rhabdomes, but far enough distal to these to avoid all pigment. Taking as the body to be illuminated, the cut proximal end of a group of four cone-cells, I repeated the experiment which I had previously tried with the rhabdome, and found the group of cone-cells very much brighter when light was admitted to the retina through many cones than when it entered through only one, an observation that indicated to my mind the presence of a superposition image. The image itself could be easily seen; thus, when a small lead-pencil was held in front of the prepared eye, its image appeared as a dark band in the retina, and I could readily demonstrate by moving it that the image was an erect one. The image was sharp enough to enable me to distinguish the pointed from the blunt end of the pencil, and, so far as I could see, the sharpness increased slightly on focusing proximally, so that the image may have been clearer at the level of the rhabdomes than where I observed it. These observations left no doubt in my mind that when the retinal pigment in *Astacus* was adjusted for very dim light, the image formed by the dioptric apparatus was a superposition one. Hence *Astacus* may be classed, so far as its dioptric organs are concerned, with those crustaceans whose retinal images, as Exner has pointed out, are formed at one time as apposition, at another as superposition images.

5. Optic Ganglia.

a. Composition.

The mass of nervous tissue that occupies the central part of the optic stalk is composed of four distinct ganglia so placed that they constitute a series extending from the retina toward the brain (Pl. 1 Fig. 27). These ganglia have been designated, beginning with the most distal one, as the first, the second, the third, and the fourth optic ganglion (I—IV). The retina is connected with the first of these by the retinal fibres (*fbr.r*), and from the fourth the optic nerve (*n.opt*) extends proximally to the brain. The three spaces between the ganglia are bridged over by systems of nerve fibres. The chief constituents of the ganglia are ganglionic cells, nerve fibres, and »Punktsubstanz«; but, in addition to these, the ganglia also contain capillaries, connective tissue cells, and possibly a neuroglia.

The capillaries that ramify in the substance of the ganglia are derived from the subdivision of a single small artery that makes its way over the posterior face of the ganglionic mass. In preparations in which these capillaries have been injected with haematoxylin, it is easy to demonstrate the distribution of these vessels. They are about as abundant in the fibrous regions between the ganglionic centres as in these centres themselves, and within each ganglion they are noticeably more numerous in the »punktsubstanz« than among the surrounding ganglionic cells.

Connective tissue cells occur not infrequently throughout the ganglia, being rather more abundant on the periphery of these structures and among the nerve fibres between them than in other places. The presence of a neuroglia like that in Vertebrates will be considered in connection with the first ganglion, in which this kind of tissue probably occurs.

The ganglionic cells are superficial in position, forming an incomplete external coating to each ganglion. They are always absent from the distal and proximal faces of these structures, and, in the cases of the second and third ganglia, from the posterior faces also (Pl. 1 Figs. 34, 35, 36); the remainder of the ganglionic surfaces is covered with cells. The ganglionic cells can be satisfactorily studied in preparations stained with methylen blue, and in such preparations two types of cells can be distinguished: apolar and unipolar.

The apolar cells, which are unquestionably shown to be such

by the clearness of their outlines in well-stained preparations, are distinguishable from the unipolar cells only in that they possess no processes. They occur in regions where the ganglia are still growing; for, as will be shown presently, these structures increase by the addition of new elements even after the animal has reached maturity. It seems to me probable that the apolar cells represent the undifferentiated material from which unipolar cells will be ultimately formed. If this be so, then the apolar cells as such have no physiological rôle to play in the nervous functions of the ganglion.

The unipolar cells (Pl. 2 Figs. 48, 49, 51), which are vastly more numerous than the apolar ones, are of an extremely simple type. They consist of roundish or oval masses of protoplasm containing a single relatively large nucleus. Their single process is so simple and their surface so smooth that there is nothing that can be interpreted in the sense of protoplasmic processes. In this respect they agree very closely with the great majority of cells from the central nervous system of the crayfish, which, as RETZIUS (90, pag. 49) has already shown, are, as a rule, of this simple unipolar type.

Two kinds of unipolar cells, large and small, can be distinguished. Almost all the cells of the first, second, and third ganglia are small (Pl. 1 Figs. 34, 35, 36, *cl.gn*), there being only a few large ones in the last two ganglia named (Fig. 36, *x*). Conversely, almost all the cells of the fourth ganglion are large (Fig. 37, *cl.gn*). So far as I have been able to observe, small cells are always associated with fine short fibres, and large cells with coarse and usually long fibres. This relation is so invariable that the size of a ganglionic cell is a sure indication of the character of the fibre connected with it and vice versa; thus the large ganglionic cells that cover the fourth ganglion belong to the fibres that constitute the optic nerve and that are the longest fibres in the optic tracts, whereas the small cells that surround the first, second, and third ganglia are connected with the smaller, shorter fibres that intervene between the retina and the fourth ganglion.

The nerve fibres that enter into the composition of the optic ganglia are essentially similar to those found in other parts of the crayfish. Each fibre consists of a relatively large axis cylinder surrounded by a SCHWANN's sheath, the nuclei of which occur at rather irregular intervals. Different fibres vary considerably as far as the development of their SCHWANN's sheaths are concerned. In one part of the optic nerve (Pl. 2 Fig. 38, *n.d*), for instance, the axis cylinders are nearly devoid of sheaths and are so intimately pressed

together that it is often impossible to distinguish their exact limits, whereas, in the other parts of this nerve, each axis cylinder usually has a perfectly discrete sheath of its own. In the fresh condition the axis cylinders seem to be composed of a homogeneous substance in which there is no evidence of fibrillation, but in those treated with osmic acid a faint but distinct longitudinal striation is visible.

The third essential constituent of the ganglia, the »Punktsubstanz«, is separated into four masses, which form, so to speak, the cores of the four optic ganglia (Pl. 1 Fig. 27, I—IV). As is well known, this material is composed of a vast number of extremely fine fibrils, which, in preparations stained with methylen blue or made by the GOLGI method, can be shown to result from the repeated division of the axis cylinders of the innumerable nerves which enter it. In no instance that came under my observation was there any evidence of direct union between different systems of fibrils; apparently, fibrils derived from different nerve fibres are at most only in contact with one another. In addition to the fibrillar material, which is, of course, the essential portion of the »Punktsubstanz«, the latter also contains a few connective tissue cells and a rather rich supply of capillaries.

Before proceeding to a description of the optic ganglia, it is necessary to say a word or so about the general relations of the three nervous elements already described. So far as I am aware, all the functional ganglionic cells in the optic ganglion of the crayfish are unipolar. Moreover, the one process that each of these cells gives rise to is always directly continuous with a nerve fibre. This process, however, does not represent one end of the fibre, but rather meets that structure somewhere on its length as the upright of a letter T meets the transverse part. The nerve fibre at its two ends, which correspond of course to the tips of the arms of the T, breaks up into fibrillations thus giving rise to a portion of the »Punktsubstanz«. The nervous fibrillar constituent of the »Punktsubstanz« seems always to arise from the repeated division of a nerve fibre, and there are no nerve fibres that are not connected with ganglionic cells; hence, fibrillae, as well as nerve fibres, may be regarded as processes from ganglionic cells. Nervous cells with their appended processes, as I have already mentioned, have been designated by WALDEYER as neurons, and, as this term is a convenient one, I shall adopt it in the following description.

b. Topography of Ganglia.

First Optic Ganglion. The first optic ganglion (Fig. 27, I) is a relatively thin, dome-shaped structure with a convex distal face and a concave proximal one, in both of which the curvature conforms very closely to that of the retina. In passing through the ganglion from its proximal to its distal side, four layers can be distinguished, which may be designated as follows: the external nuclear layer (Pl. 2 Fig. 46, 2), the fibrous layer (3), the internal nuclear layer (4), and the layer of »Punktsubstanz« (5). The retinal fibres make their way into the ganglion through its distal face, and from its proximal one emerge the fibres that connect it with the second ganglion.

The distal nuclear layer, which forms, of course, the distal surface of the ganglion, consists of a number of large oval or roundish nuclei imbedded in what is apparently an irregularly fibrous mass (Pl. 2 Fig. 41). Berger (78, pag. 199) noticed in *Squilla* the resemblance between these nuclei and the nuclei of connective tissue cells, and much the same interpretation of them is implied by Grenacher (79, pag. 120) in his account of the ganglion in *Mysis*. Viallanes (92a, pag. 395), however, who has studied them in *Palinurus*, regards them as true ganglionic nuclei. In Golgi preparations (Pl. 2 Fig. 46, *fbr.r*), the retinal fibres can be seen passing between these nuclei without entering into any definite relations with them. In preparations stained in methylen blue, the cells to which these nuclei belong are often clearly outlined; they are usually spindle-shaped with their longer axes parallel to the retinal nerve fibres, with which, however, they show no connections. The fact that these cells do not send processes into the »Punktsubstanz«, as well as their lack of connection with nerve fibres, justifies the conclusion, I believe, that they are not nervous, but rather sustentative in function. The layer that they form can be traced directly into a mass of ectodermic tissue that lies on the anterior face of the ganglion, and the resemblance between the nuclei in the distal nuclear layer and those in the ectodermic mass is so striking that, though these cells are most probably sustentative in function, I believe them ectodermic in origin. If this is so, it is probable that we have to do in this instance with a tissue not unlike the ectodermic neuroglia in vertebrates.

The second or fibrous layer (Pl. 2 Fig. 46, 3) is composed of a close felt of fibrous material almost entirely devoid of cellular

elements. As one can see in GOLGI preparations (Fig. 46), as well as in ordinary transverse sections (Fig. 42), this layer is completely penetrated by the bundles of retinal fibres.

The proximal nuclear layer (Fig. 46, 4) is precisely similar to the distal one except that it contains on the whole fewer cells. What has been said concerning the nature of the distal cells applies with equal force to those in this layer. These two nuclear layers, the distal and the proximal, have the appearance of having been originally a single layer, which became divided by the formation of the fibrous layer. The fact that the fibrous layer contains almost no cells leads one to look for the elements from which it arose in the layers adjacent to it. Whether it is a joint product of the two nuclear layers or not is still to my mind an open question, though the position that it occupies inclines me strongly to the opinion that it is produced by these layers.

The last layer in the ganglion is the layer of »Punktsubstanz« (Fig. 46, 5). To this the retinal fibres make their way and from it emerge the fibres that connect the first and second ganglia. The »Punktsubstanz« of this layer is not of uniform consistency, but is divided into small masses that are so regularly arranged that in transverse sections (Pl. 2 Fig. 44) they have somewhat the appearance of honey comb. Their arrangement and size are such that the question naturally suggests itself, are not these bodies the ganglionic representatives of the retinal ommatidia? VIALLANES (92a, pag. 391), who has studied them in *Palinurus*, believes that they do correspond to ommatidia and supports this opinion by the statement that each ganglionic body, which he calls by the very appropriate name of neurommatidium, contains seven fibres, the exact number given out by each ommatidium. Owing to the unfavorable condition presented by the ganglion in the crayfish, I have been unable to obtain decisive evidence for or against this opinion, and the only pertinent observation that I was able to make was in regard to the total number of retinal and ganglionic elements. In an eye with 1798 ommatidia the estimated number of neurommatidia was 1833. This, though not a perfect coincidence, is near enough to lead me to believe that VIALLANES is correct in his opinion that the neurommatidia agree in number with the ommatidia.

Another question of importance concerning the »Punktsubstanz« has to do with the fibres that enter and leave it. VIALLANES (92a, pag. 392) states that the retinal fibres pass directly through the first

ganglion, their continuations serving to connect that ganglion with the second one. GRENACHER (79, pag. 120) makes a more guarded statement when he says that in *Mysis* the retinal fibres become lost in the first ganglion. He is, moreover, unable to decide whether they pass completely through the ganglion or not. To any one that has studied ordinary histological preparations of these structures, the difficulties in the way of deciding such a question must be obvious, and it was not until I had seen preparations made by the GOLGI method, as well as those stained in methylen blue, that I was able to answer the question to my own satisfaction. In such preparations all the stained distal (retinal) fibres ended in a fibrillation in the ganglion (Pl. 2 Fig. 46, *fbr.r*); moreover, all fibres that emerged from the proximal side of the ganglion took their origin in fibrillations (Fig. 47, *fbr.n*), and in no case did I observe a fibre that passed through the ganglion. These observations lead to the conclusion that all optic fibres are interrupted in the first optic ganglion. It will be remembered that the retinal nerve fibres are really proximal processes from the proximal retinular cells and that these cells with their processes constitute the most distal set of neurons in the optic apparatus of the crayfish. For convenience they may be designated as neurons of the first order, while those fibres that lead centrally from the first ganglion mark the beginnings of neurons of the second order. The first optic ganglion may, therefore, be defined as the structure in which the neurons of the first order end and those of the second order begin.

First Decussation. Although the retinal fibres take the most direct course from the retina to the first optic ganglion, being arranged like the radii of a spherical system, the fibres between the first and second ganglia have such peculiar relations to the two masses of »Punktsubstanz« that, in their passage from one to the other, as BERGER (78, pag. 199) long ago pointed out, they decussate more or less completely. The exact character of this decussation, though described and figured by several more recent investigators, has never been more accurately portrayed than by GRENACHER (79, pag. 120), whose account I can confirm in every respect.

In the crayfish the decussation is most satisfactorily studied in sections made through the axis of the optic stalk in its anteroposterior plane (Pl. 1 Fig. 27). In such a section the first and second ganglia would be seen cut from their anterior to their posterior edges. The arrangement of fibres is such that one which starts from

the extreme posterior edge of the first ganglion passes to the extreme anterior edge of the second ganglion; and, conversely, one from the extreme anterior edge of the first ganglion passes to the extreme posterior edge of the second one; the two fibres thus cross one another like the arms of a letter X. The other fibres occupy intermediate positions, i. e., in proportion as the fibre's point of origin in the first ganglion is removed from the anterior end of that ganglion, so is its point of insertion in the second ganglion removed from the opposite end of the second ganglion. It follows from this that a fibre coming from the centre of the first ganglion should enter the centre of the second one, and, as a matter of fact, such is the case. These relations will perhaps become clearer on consulting the diagrammatic figure 59 (Pl. 3), as well as figure 57 (Pl. 2), in which the courses of a few fibres are given.

The decussating fibres form bundles that lie almost entirely in the anteroposterior plane, and consequently the decussation is best seen in sections cut in this plane (Pl. 1 Fig. 27); when the ganglia are cut dorsoventrally (Fig. 26), all traces of the decussation are lost, as is also the case in transverse sections of the fibrous regions (Pl. 1 Fig. 34, *cx. 1*). Such sections when more highly magnified (Pl. 2 Fig. 45) show usually some bundles of fibres parallel to the plane of section and others cut either transversely or more or less obliquely.

All the fibres that enter into the distal decussation have their origins, as I mentioned before, in the »Punktsubstanz« of the first ganglion (Pl. 2, Fig. 47, *fbr.n*), and, so far as my observations go, they all terminate in fibrillations in the second ganglion. Each fibre is attached to a ganglionic cell (Pl. 2 Figs. 48, 49), and these cells together constitute the horseshoe-shaped mass that surrounds the second ganglion (Pl. 1 Fig. 35). The cells and fibres have a rather definite arrangement, which has been represented in the diagrammatic figure 59. The fibres that arise from the posterior end of the first ganglion have their cells in the most proximal portion of the cellular mass, and those from the anterior portion of the ganglion are connected with cells in the distal portion of the mass. Fibres intermediate in position are, of course, united with cells in a middle place in the cellular mass. Although the great majority of cells are of the small type (Pl. 2 Fig. 48), the proximal portion of the ganglion contains usually a number of the larger kind of cells (Pl. 2 Fig. 49). These are connected with large nerve fibres that extent from the posterior end of the first ganglion to the anterior end of the second.

It is interesting to observe (cf. Fig. 49) that the body of these large fibres seems to pass over directly and almost entirely into their fibrillations and that the ganglionic cell is attached to the fibre by a relatively delicate process. This condition rather favors the idea that the ganglionic cell does not participate directly in the nervous functions and that the latter have their seats in the fibre and the »Punktsubstanz«.

By way of summary, it may be said that the fibres of the distal decussation begin in the first ganglion and terminate in the second one and with their attached ganglionic cells constitute a series of neurons that, from their relation with those connecting the retina and first ganglion, may be called the neurons of the second order.

Second Optic Ganglion. The mass of »Punktsubstanz« that forms the centre of the second ganglion is much thicker than that in the first ganglion; it is slightly convex distally and concave proximally and usually rests in a position somewhat oblique to the axis of the optic stalk, its anterior edge being proximal to its posterior one (Pl. 1 Fig. 27, II). In structure it is much simpler than the »Punktsubstanz« of the first ganglion. It is not surrounded by anything that can be called a neuroglia and its substance is not divided into neurommatidia. It consists, in fact, of a rather uniformly matted mass of fibrillae derived from the two sets of nerve fibres in connection with it and surrounded laterally by ganglionic cells (Pl. 1 Fig. 35).

Second Decussation. The nerve fibres that emerge from the proximal side of the second ganglion decussate in their passage to the third ganglion in almost exactly the same way as do those in the first decussation. Even the plane in which this crossing occurs, the anteroposterior, is the same in the two cases. Each fibre, so far as my observations go, is connected with a ganglionic cell usually of the small type and the layer formed by these cells surrounds the »Punktsubstanz« of the third ganglion in the characteristic horseshoe pattern (Pl. 1 Fig. 36, *cl. gn*). All these fibres begin in the fibrillar material of the second ganglion and almost all of them end by breaking up into fibrillae in the third ganglion; a few, however, pass proximally beyond this ganglion. In preparations stained with methylen blue, it is not uncommon to find one or two large fibres (cf. Pl. 3 Fig. 59, green) extending from the anterior end of the second ganglion to the posterior end of the third, where they each are united with a ganglion cell, in this instance of the large

type (Pl. 1 Fig. 36, *x*), and whence they proceed by a superficial course to pass obliquely over the dorsal face of the fourth ganglion till they finally enter the dorsal part of the optic nerve and make their way to the brain. The fibres of the second decussation together with their appended ganglionic cells constitute the neurons of the third order.

Third Optic Ganglion. This ganglion (Pl. 1 Fig. 27, III) consists of a nearly spherical mass of »Punktsubstanz« almost identical in composition with that of the second ganglion. The great majority of the neurons of the third order enter it distally and terminate in it; some few, however, as already mentioned, pass over it and enter the optic nerve directly. From its proximal face spring the fibres that connect it with the fourth ganglion. It is surrounded laterally, except on its posterior side, by small ganglionic cells (Pl. 1 Fig. 36, *cl.gn*), which belong, as already mentioned, to the neurons of the third order. Near its posterodorsal angle is a group of large cells (*x*), to which are connected the fibres that pass directly from the second ganglion to the brain.

Third Decussation. This decussation, as GRENACHER (79, pag. 121) long ago pointed out, is by no means so regular as the first and second, and, in fact, the fibres cross in such an erratic way that it is almost impossible to be sure that there is a true decussation present. The most that can be said about the character of the crossing is that the fibres from the posterior end of the third ganglion pass over to the dorsal part of the fourth and that those from the anterior end of the third gain a ventral position in the fourth. Beyond this it is difficult to make any very definite statements, and this, as will be seen, involves only a partial crossing of the fibres. Excepting the few fibres already mentioned as passing directly from the second ganglion to the optic nerve, all the fibres in the third decussation take their origin in the »Punktsubstanz« of the third ganglion and terminate in that of the fourth. They are connected with ganglionic cells of the small type, which fill the space between the third and fourth ganglia, and, together with these cells, constitute a system of neurons of the fourth order.

Fourth Optic Ganglion. This ganglion, the largest of the four masses, differs from the others in several important particulars. Its surface, except about its distal and proximal ends, is irregularly covered with large instead of small ganglionic cells (Pl. 2 Figs. 55, 56, *cl.gn*); and the substance of the ganglion, instead of consisting

of almost pure fibrillar material, is a confused mass of fibrillae and nerve fibres. Facts concerning the courses taken by the fibres in this ganglion are rather scanty. So far as my observations extend, all the neurons of the fourth order terminate in this ganglion, and, excepting the fibres that enter the optic nerve directly from the second ganglion, all optic fibres likewise terminate here. The courses taken by the fibres are, however, not easily worked out. The fibres that come from the posterior end of the third ganglion (neurons of the fourth order) make their way into a relatively small eminence on the dorsal side of the fourth ganglion (Pl. 2 Figs. 55, 56, *x*), and terminate there in the characteristic fibrillation. From this eminence a new and peculiarly marked set of fibres (Fig. 56, *n.d*) proceeds proximally through the ganglion to the dorsal part of the optic nerve, whence they can be traced to the brain. A second system of fibres, though less easily demonstrable, can be traced through the ventral part of the ganglion. The fibres from the anterior portion of the third ganglion terminate in the ventral part of the fourth ganglion, from which region a new set of fibres passes directly to the brain through the ventral part of the optic nerve. These two systems are the only ones about which I can speak with confidence; the others that must occupy intermediate positions I have been unable to identify with certainty.

c. Optic Nerve.

The optic nerve, a conspicuous structure in ordinary dissection, extends from the fourth optic ganglion to the optic lobe of the brain. Its finer structure is best understood from transverse sections (Pl. 2 Fig. 38), where it will be seen to be composed of a vast number of fibres, of which the dorsal ones (*n.d*) form a peculiar group eccentrically surrounded by the others. These dorsal fibres arise, as already mentioned, in an eminence on the dorsal face of the fourth ganglion and make their way through the dorsal part of the optic nerve to the brain. They were recognised long ago by DIETL (76, Pl. 37 Fig. 24), and they differ from the other fibres of the optic nerve in that their individual limits are very poorly defined. This is due, I believe, to the imperfect development of their sheaths of SCHWANN. If the frequency with which the nuclei of these sheaths occur be taken as an indication of the degree to which the sheaths are developed, a striking difference in this respect will be noticed between the two parts of the optic nerve. Comparing the

averages from ten enumerations made on equal areas in the dorsal and in the ventral parts of the nerve, it was found that, when the nuclei in the ventral part were represented by 9, those in the dorsal part were represented by only 5.3. This difference leads me to believe that the sheath of SCHWANN are poorly developed in the dorsal part of the nerve and that, in consequence of this, the limits of the separate fibres are more poorly marked there than in the ventral part.

Excepting the few fibres that enter the nerve directly from the second optic ganglion, all optic fibres take their origin, so far as I am aware, in the fibrillations of the fourth ganglion (Pl. 2 Fig. 51) and terminate in a similar way in the optic lobes of the brain (Fig. 54). Whether there is a partial optic chiasma in the brain, as mentioned by several authors, I am unable to say. Although I have seen appearances which indicate that there is one, in neither GOLGI nor methylen blue preparations have I ever seen an optic fibre enter one side of the brain and pass across to the other side before breaking up into a fibrillation. Of the many preparations studied all have shown the optic fibres to terminate on the same side of the brain as that which they entered.

The relation of the fibres in the optic nerve to ganglionic cells is not easily determined. In preparations of the fourth ganglion stained with methylen blue, the fibres of the optic nerve are seen to terminate in three ways: first, in a ganglionic cell of the large type and in a fibrillation (Pl. 2 Fig. 51); secondly, in a ganglionic cell only (Fig. 52); and, thirdly, in a fibrillation only (Fig. 53). In the optic lobe of the brain these fibres, so far as my observations extend, always terminate in fibrillations (Fig. 54) and are unconnected with ganglionic cells. As every fibre very probably has a ganglionic cell directly connected with it, and as the region for these connections seems to be the fourth ganglion, I have regarded preparations such as that represented in figures 53 as incompletely stained; and, had the process been completed, I believe a ganglionic cell would have been found connected with the fibre. Similarly, preparations such as those seen in figure 52 are probably instances in which the fibrillation has failed to take up color, though the cell and fibre have. It seems to me probable that the whole truth of these relations is shown in figure 51 and that the other conditions (Fig. 52 and 53) are but partial representations of it. These observations lead me to conclude that those optic nerve fibres that connect the fourth gang-

lion with the brain terminate in each of these places in fibrillations and are connected with ganglionic cells only in the region of the fourth optic ganglion.

This statement, however, may not be without its exceptions, for, according to Retzius (90, pag. 37), in some cases at least, the optic fibres are connected with cells in the brain. Granting that there are such fibres, then terminations in the fourth ganglion without ganglionic cells (Fig. 53) would be a normal relation, for it is improbable that a nerve fibre is connected with ganglionic cells both in the brain and in the fourth optic ganglion. Although I am unable to give a final decision on this question, I feel confident that, while a few optic nerve fibres may possess ganglionic cells located in the brain, the great majority of them are connected with cells in the fourth optic ganglion only. Whether these fibres have their cells in the one position or in the other, they represent the last system of neurons between the retina and the brain, neurons of the fifth order.

Before leaving the subject of the optic nerve, it is necessary to say a word or so about certain of its peculiarities. Although most of its fibres are true optic fibres, it contains a few belonging to other categories. Immediately before the fourth ganglion is reached, the optic nerve gives off a few fibres to the muscles that move the optic stalk. These fibres can be traced easily to their distribution among the muscle fibres, and I have no hesitation in pronouncing them motor fibres. There are probably not more than eight or ten of them in the whole nerve. They are unconnected with ganglionic cells outside the brain, and, as they are probably united with cells within this structure, it may be possible that these were the fibres that Retzius observed to be connected with cerebral cells.

Another peculiarity of the optic nerve is the possession of a few delicate fibres that, taking a superficial course, extend over the surface of the optic ganglia even to the first of these and terminate in cells from which a few branching processes extend still further over the ganglionic mass (Pl. 2 Fig. 58). These nervous elements, which represent single neurons, terminate in the brain with the optic fibres and yet apparently have no direct connection with the optic mechanism, for they do not pass through the decussations nor reach the retina. I regard them as similar to nervi nervorum, i. e., deep-seated sensory neurons surrounding the delicate optic ganglia. Judging from the number that appear stained, these elements cannot be very numerous, possibly as numerous as the motor fibres.

The optic nerve of the crayfish must, therefore, be regarded as mixed in character; for, in addition to its multitude of optic fibres, it contains eight or ten motor fibres and a few special sensory fibres resembling nervi nervorum.

d. Systems of Neurons.

So far as the succession and course of the neurons are concerned, the diagrammatic figure 59 (Pl. 3) may be taken as a convenient summary of the preceeding description. The four masses of »Punktsubstanz« represent as many interruptions in the course of the nerve fibres from the retina to the brain; in other words, each mass marks the end of one system of neurons and the beginning of another. An impulse in passing from the retina to the brain would, therefore, ordinarily travel over five neurons beginning with one of the first order and ending with one of the fifth. The only exception to this statement is to be found in the case of those peculiar fibres that, starting from the anterior end of the second ganglion, pass over the third and fourth and make their way directly to the brain. In this case the impulse would necessarily pass over only three neurons. Whether in any part of the eye there is a series of four neurons, intermediate between this series of three and the usual one of five, or not, is a question on which I have no conclusive evidence. If there were such a series, one might expect the distal three of its members to extend, as the ordinary neurons do, from the retina to the third ganglion, from which the fourth one would make its way directly to the brain. I have never seen any conclusive evidence on this question, but among my earlier observations is recorded a fibre that extended directly from the optic nerve to the third ganglion, where it separated into fibrillae, precisely what would be expected if a series of four neurons were present. The fact that this observation is a single one and that it was made before I fully appreciated the significance it might have, leads me to refrain from concluding that a series of four neurons does exist, though it seems to me highly probable that such may be the case.

Finally, the connections established by the different series of neurons may be thus briefly summarised. The series beginning at the posterior side of the retina (Pl. 3 Fig. 59, green) passes first to the corresponding side of the first ganglion, then to the anterior side of the second ganglion, to the posterior side of the third ganglion,

to the dorsal side of the fourth ganglion, and, finally, through the dorsal part of the optic nerve to the brain. The series beginning at the anterior side of the retina (Fig. 59, black) passes from that side of the retina to the corresponding side of the first ganglion, then to the posterior side of the second ganglion, to the anterior side of the third ganglion, to the ventral side of the fourth ganglion, and, finally, through the ventral part of the optic nerve to the brain. The series starting from near the middle of the retina (Fig. 59, blue) passes through the middle regions of all four ganglia and probably of the optic nerve.

e. Numerical Relation of Nerve Fibres.

From several standpoints it would be of considerable interest to determine the number of neurons in the series of five orders extending from the retina to the brain. The arrangement of the nerve fibres within the ganglionic mass is, however, so complicated that such an enumeration was impossible and I succeeded only in ascertaining the number of retinal fibres and the number of fibres in the optic nerve, i. e., the number of fibres that enter the optic ganglia as a whole and the number that emerge from them.

The determination of the number of fibres that leave the retina is a comparatively simple process. As previously shown each ommatidium gives rise to seven fibres; as the number of ommatidia equals the number of corneal facets it follows that seven times the number of corneal facets must equal the number of fibres leaving the retina. These fibres remain distinct from one another in their passage to the first ganglion, and hence as many fibres enter that ganglion as emerge from the retina.

The enumeration of the fibres in the optic nerve is by no means so simple an operation. This nerve, it will be remembered, is composed of two parts (Pl. 2 Fig. 38), in one of which the outlines of the fibres are clearly marked and their enumeration a simple matter of counting, while in the other the fibres are so indistinctly outlined that, though I have attempted to count them, I believe a method of estimates has yielded better results. In making these estimates the number of fibres and ommatidia were accurately compared in two crayfishes of different ages. The two specimens on which the enumerations were carried out may be called specimen *A* and specimen *B*; the former was a crayfish 3 centimetres long, and the latter was 7.9 centimetres in length. In both the right eye was studied.

Specimen *A* had 1155 corneal facets, and the number of retinal fibres must, therefore, have been seven times as many or 8085. Specimen *B* had 2375 facets, and its retinal fibres must have numbered 16,625.

In determining the number of fibres in the optic nerve it is important to bear in mind the two parts of the nerve: the dorsal portion, in which the separate fibres are distinguishable only with difficulty, and the ventral part, in which the individual fibres are clearly outlined. As I shall show presently, it is to the ventral part that new fibres are added in the gradual growth of the optic nerve, the dorsal part being unaffected by these changes. In specimen *A*, the ventral part of the nerve contained by actual count 1291 fibres; the corresponding part of the nerve of specimen *B* contained 3430 fibres. To form some idea of the number of fibres in the dorsal parts of the two nerves, I proceeded in the following manner. The difference in the number of facets in the two specimens, 2375 less 1155, or 1220, shows the number of new ommatidia that have been added to the retina of specimen *B* in its growth beyond the condition represented by specimen *A*. The difference between the number of fibres in the two optic nerves, 3430 less 1291, or 2139, shows the number of new fibres added to the optic nerve in this growth. The ratio between the new ommatidia and the new optic nerve fibres is now easily found by dividing 2139 by 1220, the result being that the ommatidia are to the fibres of the optic nerve as 1 to 1.75. Assuming this relation to be constant for the retina as a whole, the total number of fibres in the optic nerve can easily be estimated from the number of ommatidia. Thus in specimen *A* with 1150 ommatidia the total number of optic nerve fibres would be 1.75 times the number of ommatidia, or 2021; and in specimen *B* with 2375 ommatidia the total number would be 4156. That these estimates come very near the truth is seen from the following relation. I have already stated that the dorsal part of the nerve does not receive new fibres in the further development of the optic apparatus, but the new fibres are added to the ventral part. The difference, then, between the total number of optic fibres and the number in the ventral part ought to be about the same in specimens *A* and *B*, provided the estimates are nearly correct. Taking 3430, the number of fibres in the ventral part of *B*'s nerve, from 4156, the estimated total for the same nerve, a difference of 726 is obtained. Applying the same operation to the case of specimen *B*, a difference of 730 appears. These results

seem to me to argue strongly for the accuracy of the total number of optic fibres as estimated in the way described, and, further, they show that the number of fibres in the dorsal part of the nerve is approximately 700. The one actual enumeration of this region that I have made was carried out on specimen *B* and gave as a result 506 fibres. Where it is difficult to distinguish fibres, it is more probable that an actual enumeration would fall short of the real number than that it would exceed it, and the discrepancy between the estimated number and the number obtained by actual enumeration is to be explained, I believe, in this way.

The following table gives by way of summary the results of the preceding enumerations.

	Length	Ommatidia	Retinal Fibres	Optic Nerve Fibres
Specimen *A*.	3 cm.	1155	8085	2021
Specimen *B*.	7.9 cm.	2375	16 625	4156
Ratio of fibres to ommatidia . . .		1	7	1.75

As this table indicates, seven retinal fibres extend from each ommatidium to the first optic ganglion, and fibres to the proportion of 1.75 for each ommatidium connect the fourth optic ganglion with the brain. Granting that each ommatidium originates a single visual impulse, the 1155 impulses produced in the retina of specimen *A*, to take a specific example, are transmitted, probably, over all the 8085 retinal fibres to the first optic ganglion, and are transferred from the fourth optic ganglion to the brain over the 2021 optic nerve fibres. This reduction in the number of fibres concerned with the transmission of the impulses, as they pass through the optic tracts from the retina to the brain, is the chief observable anatomical change effected in the optic ganglia. It is of interest to notice that in no place in the course of the optic tracts is there a smaller number of fibres than the assumed number of retinal impulses.

6. Comparison of Optic Ganglia in Crustaceans.

In attempting to gain some understanding of the complicated structure of the optic ganglia in the crayfish, a comparative study of the corresponding organs in other crustaceans naturally suggests

itself. To carry out such a line of research to anything approaching completeness would, however, extend the present investigations far beyond what I originally set as their limits, and I content myself, therefore, with a few brief comparisons, in the belief that they will indicate the more important conclusions to which such studies would lead.

For matters of comparison with the crayfish one of the most instructive crustaceans is *Branchipus*. The optic ganglia of this animal have already been carefully studied, especially by CLAUS (86), and there is little to add to his extended account of them. As can be seen in Figure 28 (Pl. 1), the ganglionic mass in *Branchipus* consists of two portions; the distal of these is tongue-shaped (I), receives the retinal fibres, and gives off from its proximal face fibres that connect it with the second or proximal portion; this (II) is considerably elongated and tapers proximally into the optic nerve (*n.opt*). These two masses are not only connected by bundles of nerve fibres, but they are actually confluent at their dorsal extremities (*x*).

In spite of repeated attempts, I never succeeded in obtaining good preparations of the optic ganglia in *Branchipus* stained either with methylen blue or by the GOLGI method, and I am, therefore, obliged to depend entirely upon ordinary preparations for the finer anatomy of these organs.

The distal ganglion in *Branchipus* has many resemblances to the first optic ganglion in the crayfish. Like the latter, it is dome-shaped with its convexity facing the retina. It is composed of two layers, a distal one of nuclei closely set and a proximal one of »Punktsubstanz«. In position the nuclear layer corresponds to the two nuclear layers and the fibrous layer in *Astacus*, for the single layer in *Branchipus* extends from the distal surface of the ganglion to the »Punktsubstanz«. It is also penetrated by the retinal fibres as the three layers in *Astacus* are. If these three layers in *Astacus* are equivalent to the single one in *Branchipus*, the condition in the latter probably represents the more primitive one, an assumption agreeing well with what is known about the relations of these two crustaceans. The »Punktsubstanz« in *Branchipus* is divided into neurommatidia as in *Astacus*; the retinal fibres pass into it, and from it emerge the fibres that lead to the next ganglion as in *Astacus*. These facts seem to me to show that what I have called the distal ganglion in *Branchipus* is without doubt homologous with the first optic ganglion in *Astacus*.

The homologies of the proximal ganglion in *Branchipus* are, perhaps, not so easily determined. This ganglion may be said to be composed of three layers: on its ventral face is a layer of nerve fibres (Fig. 28 *fbr.n*) derived in part at least from the first ganglion, next to this dorsally is a layer of »Punktsubstanz« (II), and finally on its dorsal side is a layer of ganglionic cells (*cl.gn*). In regarding this ganglion from a comparative standpoint, the question arises: does it correspond to some one of the remaining optic ganglia in *Astacus* or to several of them united? An answer to this question could, of course, be found if the exact extent of the neurons were known in *Branchipus*. Unfortunately, I have been unable to determine this, but there is still other evidence, beside that derived from GOLGI or methylen blue preparations, that may lead to a satisfactory conclusion. In *Branchipus* there are, as I have just mentioned, two masses of »Punktsubstanz«, that in the first ganglion and that in the one in question. These masses, judging from the conditions in *Astacus*, must represent the termination of one system of neurons and the beginning of another, and it is, therefore, probable that in passing from the retina to the brain in *Branchipus* three sets of neurons would be traversed. An inspection of figure 28 (Pl. 1) will show rather clearly the extent these three neurons must have. The neurons of the first order would be represented by the retinular cells and their processes, the retinal fibres, which together reach from the retina to the »Punktsubstanz« of the first ganglion. The neurons of the second order would reach from the »Punktsubstanz« of the first ganglion to that of the second one. As the most ventral of these terminate at the proximal end of the »Punktsubstanz« of the second ganglion, one is justified, I believe, in assuming only another set of neurons to reach to the brain. These neurons would be represented by the fibres of the optic nerve and would constitute a third order. In *Branchipus*, therefore, only three neurons are necessarily concerned in connecting retina with brain. These observations lead me, therefore, to conclude that the whole of what I have called the proximal ganglion in *Branchipus* is homologous with the second optic ganglion in *Astacus* and that the third and fourth optic ganglia in the crayfish are not represented in *Branchipus*.

Although the first and second optic ganglia in *Branchipus* show many points of resemblance to the homologous structures in *Astacus*, there are, nevertheless, some important differences. It will be remembered that in *Astacus* a decussation occurs among the

fibres between the first and second ganglia. In *Branchipus*, however, as figure 28 shows, there is no indication of such a crossing; the fibres that arise from one end of the first ganglion extend to the corresponding end of the second one, not to the opposite end as in *Astacus*. CLAUS (86, pag. 311, Pl. 30 Fig. 4), in his account of *Branchipus*, describes and figures a crossing of fibres (Faserkreuzung) between the first and second ganglia, but does not commit himself to the statement that this crossing represents the first decussation in the higher crustaceans. A critical comparison of his figure with one showing the decussation as in *Astacus*, will demonstrate at once that the crossing figured by CLAUS lacks the essential features of a true decussation. Moreover, in spite of careful search I have failed to detect in *Branchipus* even the crossing described by CLAUS. The fibres that enter the »Punktsubstanz« of the second ganglion often cross those lying parallel to the surface of this structure, but such crossings are so limited that they could not give rise to the general appearance figured by CLAUS. I cannot, therefore, confirm his observation, and, being thrown back upon my own, I conclude that, between the first and second ganglion in *Branchipus*, there is, in contrast to *Astacus*, no real decussation and only a limited crossing of fibres.

Another difference between *Astacus* and *Branchipus* is in the sequence of the materials of the second ganglion. In passing transversely through the ganglion in *Astacus* (Pl. 1 Fig. 35), the materials are met with in the following order: ganglionic cells (*cl.gn*), nerve fibres (*cx. 1*), »Punktsubstanz« (II); in *Branchipus* (Pl. 1 Fig. 28) the sequence is ganglionic cells (*cl.gn*), »Punktsubstanz« (*II*), nerve fibres (*fbr.n*), the last two constituents being inverted in their relations to each other.

The structure of the optic ganglia in *Branchipus*, as this account shows, is obviously much simpler than that in *Astacus*. Of the four optic ganglia in the crayfish, only the first and second are represented in *Branchipus*. In the first, a single nuclear layer represents the two nuclear layers and the fibrous layer in *Astacus*. The decussation present between the first and second ganglia in *Astacus* is lacking in *Branchipus*. A further point of difference between the two forms is that the nerve fibres which enter the second ganglion in *Branchipus* are external to its »Punktsubstanz« instead of being between this and the ganglionic cells as in *Astacus*.

Of the other crustaceans the structure of whose optic ganglia I am acquainted with either from observation or from the work of

other investigators, all may be classed under either the type of *Branchipus* or that of *Astacus*. Ganglia essentially like those in *Branchipus* are to be found in *Apus*, *Estheria*, *Argulus*, and, judging from the figure given by Claus (76, Pl. 26 Fig. 10), in *Daphnia*. Ganglia of the type in *Astacus* occur in *Squilla* according to the figure given by Berger (78, Pl. 16 Fig. 32), in *Mysis* according to Grenacher (79, pag. 120), and, though somewhat differently described, in *Nebalia* according to Claus (88, pag. 65), the last two cases being confirmed also by my own observations. Ganglia of this type are likewise found in the decapods *Palaemon* and *Homarus* and in the isopod *Anilocra*. The optic ganglia in the amphipods are so crowded together that they are extremely unfavorable for study. Della Valle (93), in his exhaustive account of the Gammarini, does not even give the number of ganglia present, nor have I been able to determine it.

Meagre as these observations are, it will be seen at a glance that so far as present information extends, the type represented by the optic ganglia in *Branchipus* is characteristically entomostracan, while that represented in *Astacus* is peculiar to the malacostraca. Notwithstanding the fact that these conclusions are based upon the examination of comparatively few species, their validity seems to me largely assured by the fact that the species have been chosen from widely separated groups.

Although not directly connected with this question, it is of interest to observe that the optic ganglia in hexapods are almost identical in their structural features with those in *Astacus*, the similarity being so striking that one is tempted to hypothecise a direct derivation of the ganglia in insects from those in crustaceans, though, as will be seen from the next section, this resemblance may also be explained by assuming that the requirements of growth for these nervous structures have been similar in the two groups of organisms.

7. Growth of Retina, Ganglia, and Optic Nerve.

Several investigators, notably among them Claus, have suggested that the anatomical complications of the optic ganglia in the higher crustaceans were to be explained as a mechanical necessity of the method of growth in these structures; but no one, so far as I am aware, has attempted to formulate the exact steps by which this

degree of complication could be arrived at. It is the purpose of this section to attempt such a formulation.

The growth of the optic tracts in *Astacus* can be satisfactorily studied only at two places, the retina and the optic nerve. These will be considered separately, beginning with the growth of the retina.

The retina in an adult crayfish, as will be remembered, has an elongated form, its anteroposterior dimension when measured in ommatidia being about 58, its dorsoventral extent, when similarly measured, approximating 31. If, with the intention of ascertaining how these dimensions have been produced, the corneal cuticula on the margin of the retina be examined, it will be seen that on the dorsal, ventral, and posterior edges the transition from the faceted to the non-faceted cuticula takes place abruptly or at least with the intervention of only a very few imperfect facets (Pl. 1 Figs. 30, 31, 32); on the anterior edge (Fig. 33), however, the region of transition is conspicuous and contains a considerable number of irregular facets and outlines of cells apparently in process of forming facets. This condition is characteristic of the whole anterior edge as contrasted with the other three edges, and suggests at once that the excessive anteroposterior extension of the retina is due to continued growth on this edge.

To ascertain whether the retina has grown in this way or not, the eyes in several young crayfishes were examined. In a newly hatched specimen measuring 8.5 mm. from the tip of its rostrum to the end of its telson, the retina contained in its dorsoventral curvature 29 ommatidia and in its anteroposterior 27. When these numbers are compared with the corresponding ones in an adult, it will be observed that, though at this early stage the retina has acquired almost the full number of ommatidia in its dorsoventral curvature, in its anteroposterior dimension it has only about half as many as it must have ultimately; so that, between this stage and that of an adult, the ommatidia must approximately double their number and the growth must be either on the anterior or on the posterior edge of the retina or on both. When these two edges were compared in the young crayfish just mentioned, the mass of hypodermal cells, as well as the occurrence of small ommatidia on the anterior edge and the absence of these peculiarities from the posterior one, left no doubt that only the anterior was concerned in the extension of the retinal area.

In an older crayfish whose length was 2.4 cm., the dorsoventral

curvature contained 28 ommatidia, the anteroposterior 39, or 12 more than in the corresponding dimension of the previous stage. In a still larger and presumably older crayfish measuring 3 cm. in length, the number of ommatidia in the dorsoventral rows was 29, while in the anteroposterior ones there had been an increase to 43. In both these animals the growing edge of the retina was the anterior one, and it therefore seems safe to conclude that after the crayfish has been hatched the retina continues to grow only on its anterior margin. This method of growth probably also characterised the development of the retina previous to hatching; at least, such is the case in the closely allied genus *Homarus*, and I believe we would not be far wrong in assuming that the anterior edge has always been the growing edge and that the posterior one represents approximately the region from which the retina has grown; in other words, the posterior edge is ontogenetically the oldest and the anterior the newest part of the retina.

In dealing with the growth of the optic nerve, it is necessary to keep clearly in mind the two parts of which it is composed: the smaller dorsal portion (Pl. 2 Fig. 38 *n.d*) and the larger ventral one. In a young crayfish whose length was 3 cm. the area of the ventral part of the nerve as seen in transverse section was about 2.3 times that of the dorsal portion (Fig. 39). In the adult these proportions are considerably changed (Fig. 40); for, while the area of the dorsal part has increased by about one third (from 1 in the young to 1.34 in the adult), the area of the ventral part has nearly tripled (from 2.3 in the young to 6 in the adult). This general increase has probably been produced by two causes: first, the individual fibres, like the retinal element, have simply each increased in calibre slightly, thus enlarging the whole nerve; and, secondly, the addition of new nerve fibres has certainly increased parts of the nerve. There is no evidence that new fibres are added to the dorsal part of the nerve, and I believe that the slight increase in that region is due entirely to the enlargement of individual fibres; in the ventral part, however, the fibres have multiplied nearly three times, from 1291 in the young to 3430 in the adult; i. e., the increase in the number of fibres has been about in the same proportions as the increase in the area of transverse section. These observations lead to the conclusions that the optic nerve grows by the addition of new fibres to its ventral part, a unilateral method essentially like that in the retina, and that the dorsal part of the nerve may be regarded as ontogenetically older

than the ventral part. It is probable indeed that the dorsal part represents what may be called the embryonic optic nerve, i. e., that part of the nerve formed during embryonic development, a time when individual fibres are less likely to gain mesodermic sheaths than later. This interpretation, though somewhat gratuitous, does not clash with any facts known to me about the optic nerve, and offers an explanation for several peculiarities otherwise difficult to understand.

In this connection it is of considerable importance to observe the relations between the various parts of the retina and of the optic nerve as established through their nervous connections. These connections have already been described (cf. Fig. 59), and it need only be mentioned here that the fibres which leave the part of the retina ontogenetically oldest (green) pass into the oldest part of the optic nerve, and, conversely, fibres from the newest part of the retina are connected with fibres in the newest part of the nerve; in other words, the retina and the optic nerve have increased hand in hand. It is also of interest to observe that that part of the optic tract which is ontogenetically the oldest presents a very different condition from the rest. As can be seen in the diagrammatic figure 59, an impulse starting from the newer parts of the retina (red, blue, or black) would necessarily pass over five neurons in reaching the brain, whereas one coming from the older part (green) would necessarily pass over only three neurons. In *Branchipus* an impulse may reach the brain from any part of the retina by passing over three neurons. This primitive condition is reproduced in *Astacus* only in the ontogenetically oldest part of the optic tracts, a position, however, in which, if a primitive condition occurred at all, one would expect to find it.

The essential similarity in the method of growth followed by the retina and the optic nerve suggests at once the idea that the intervening ganglia probably likewise follow the same lines of growth. In fact by tracing the course of the newest fibres it is comparatively easy to state which is the growing end of most of the ganglia. Thus the first ganglion (cf. Fig. 59) grows like the retina anteriorly, the second posteriorly, and the third again anteriorly. The direction of growth in the fourth ganglion is less easily defined, and the most that I can state is that the growth must be in a ventral direction, at least where the optic nerve emerges.

In *Branchipus*, as might be expected, the growth of the optic

tracts is simpler than in *Astacus*. As can be seen in dorsoventral sections (Pl. 1 Fig. 28), the retina in *Branchipus* continues to grow along its dorsal margin, a region that, as CLAUS (86, pag. 310) has clearly shown, has been the region of growth even from the earliest stages of development. Further, from this same region, material is also added to both ganglionic masses, so that all the nervous structures in the stalk, the retina and the two optic ganglia may be said to originate from this one centre. In *Branchipus*, then, the plane of growth is dorsoventral, and the growing ends in the three nervous structures just mentioned are the dorsal ones.

In comparing the method of growth in *Branchipus* and in *Astacus* several important differences will be observed. In *Branchipus* the plane of growth for all the nervous structures of the stalk is dorsoventral; in *Astacus* only the optic nerve grows in this way, the retina and the first, second and third ganglia growing in the anteroposterior plane. This difference, which might at first sight seem fundamental, is, however, readily explained if it be admitted that the stalk in *Astacus*, together with much of its distal contents, has been twisted on its axis, so that what is dorsal in *Branchipus* has come to be anterior in *Astacus*. Such a change as this, which in itself is easily conceivable, would offer a sufficient explanation for the fact that the retina and the first three ganglia in *Astacus* bear the same relation to the anterior face of the optic stalk in that animal as the corresponding structures in *Branchipus* bear to the dorsal face of the stalk in this form. It would also explain the imperfect decussation of fibres between the third and fourth ganglia, the region in which the twisting is actually felt, as well as the fact that the optic nerve, the portion of the optic tracts too deep to be effected by the twisting, retains the primitive dorsoventral plane of growth.

Another difference between *Branchipus* and *Astacus* concerns the centres of growth. In *Branchipus*, all the nervous organs in the optic stalk grow from a common centre. In *Astacus*, there is a centre of growth for the retina and for each ganglion: thus, the retina grows from the hypodermis, and each ganglion from the ganglionic cells that surround it. This more differentiated condition of the centres of growth in *Astacus* offers, however, no serious obstacle to the comparison of the sets of organs in the two animals, but is in harmony with the more complex organisation in *Astacus*. In the development of the optic stalks, *Astacus*, together with other decapods, passes through a stage that strongly recalls the permanent

condition in *Branchipus*. At an early stage in the growth of the optic lobes in *Astacus*, as the researches of REICHENBACH show, an area of cell proliferation appears in a position corresponding to that seen permanently in *Branchipus*. This proliferation is in fact accompanied by a temporary involution, and the cells resulting from it go in part into the growing retina and in part into the optic ganglia. The same is true of the optic lobes in *Homarus* (cf. PARKER, 90, pag. 34), except that in this instance no involution has been observed, and the conditions in this respect are almost identical with those in *Branchipus*. Eventually in *Homarus* and probably also in *Astacus* the ganglia lose their connection with this centre of growth, which continues as a growing area for the retina only. It is incidentally of interest to observe that, of the two conditions shown by the decapods, the one in which there is a simple cell proliferation, as exemplified in *Homarus*, reproduces the primitive condition in *Branchipus* more accurately than the involution in *Astacus* does: in the latter a centre of cell proliferation has apparently been replaced by an involution cenogenetically acquired rather than the reverse.

The last important point of comparison in the optic tracts of *Branchipus* and *Astacus* pertains to the direction of growth in the different parts. The third and fourth ganglia in *Astacus*, as already indicated, have no homologues in *Branchipus* and it is necessary, therefore, to consider only the first and second ganglia. Admitting that the dorsal side of the stalk in *Branchipus* corresponds to the anterior side in *Astacus*, the direction of growth in the retina and the first ganglion is the same in both, namely dorsal in *Branchipus* and anterior in *Astacus*. In the second ganglion, however, a very different condition of affairs obtains, for this ganglion in *Astacus*, at least so far as its »Punktsubstanz« is concerned, grows posteriorly, a direction, mutatis mutandis, precisely contrary to that taken by its homologue in *Branchipus*. Coupled with this peculiarity in the growth of the second ganglion in *Astacus*, is the fact that the fibres which enter or leave it are involved in either the first or the second decussation, an arrangement altogether different from that in *Branchipus*, where, as before mentioned, there is no indication of a true decussation. If, then, with a change in the direction of growth in a ganglion, decussations appear on either side of it, one would naturally suspect that the new method of growth had some connection with the formation of the decussations. Precisely what this connection may be can be clearly seen, I believe, if one attempts to convert a

second ganglion of the type in *Branchipus* into one of the type in *Astacus*.

In attempting such a conversion it is necessary at the outset to appreciate clearly the relations of the various structures involved. The second ganglion in *Branchipus* (Pl. 1 Fig. 28) is composed of a dorsal layer of ganglionic cells (*cl.gn*), a middle layer of »Punktsubstanz« (II), and a ventral layer of nerve fibres (*fbr.n*). The first two of these grow dorsally at their distal ends. In the second ganglion in *Astacus*, these three layers reappear. The ganglionic cells (Fig. 27, *cl.gn*) occupy a position corresponding to that of their homologues in *Branchipus*, and, moreover, grow in a like direction (cf. Fig. 59). The »Punktsubstanz« (Fig. 27, I), however, does not lie next the ganglionic cells, as in *Branchipus*, but projects and grows ventrally, allowing the nerve fibres (*cx. 1*) from the first ganglion to intervene between it and the ganglionic cells. These are the more essential differences between the two types of ganglia, and any change that would lead from one type to the other would obviously involve either »Punktsubstanz« or nerve fibres.

Assuming as a beginning a stage in *Branchipus* in which a few of the oldest fibres (the ventral ones) were established between the first and second ganglia and in which the proximal end of the »Punktsubstanz« of the second ganglion was formed, it is easy to point out the paths by which, on the one hand, the condition in *Branchipus* will be realised and, on the other, that in *Astacus*. If from this indifferent stage the »Punktsubstanz« grows distally and dorsally, it will always remain between the nerve fibres and the ganglionic cells as in *Branchipus*; if, however, it grows ventrally, it will pass between the nerve fibres already formed and finally occupy a ventral position as in *Astacus*. Starting from this indifferent stage, then, the condition in either *Branchipus* or *Astacus* will be arrived at depending entirely upon the direction that this growth of the »Punktsubstanz« takes.

The change in the direction of growth by which the condition in *Astacus* would be brought about would also induce the formation of two decussations, one in front of and the other behind the second ganglion, precisely as they occur in that crustacean. Thus, in the growth of the optic tracts, any newly added fibres in the region between the first and second ganglia would necessarily have their distal fibrillations in the anterior end of the first ganglion and their proximal ones in the posterior end of the second, thus

requiring that the new fibres should cross the course of those already established. Under such circumstances, the continuous addition of new fibres would only add to the fulness of the decussation. In the same way the nerve fibres connecting the second and third ganglia would suffer a decussation, since the third ganglion grows in the same direction as the first. Thus both the first and second decussations may be said to be the result of the change in the direction of growth in the second ganglion.

If this explanation of the origin of the decussations is true, it follows that the two decussations should lie in the same plane and that this plane should coincide with the plane of growth in the given part of the optic stalk. As the preceding account has shown, such is really the case: in both decussations in *Astacus* the fibres cross in the anteroposterior plane and this plane is also the plane of growth for the optic structures of that region. Moreover, this explanation makes clear the course of certain anomalous nerve fibres that have been observed in the second ganglion. These fibres (Pl. 2 Fig. 57 *x*) connect what is ontogenetically the older part of the first ganglion with the corresponding part of the second one, and represent the fibres between which the »Punktsubstanz« might be expected to grow in gaining the position characteristic of it in *Astacus*. Such fibres, as figure 57 shows, are either involved in the »Punktsubstanz« or lie posterior (= ventral in *Branchipus*) to it, thus recalling the primitive position occupied by these fibres in *Branchipus*. These observations lead me to believe that the explanation which I have offered for the two decussations is a true one.

What could have led to the change in the direction of growth in the second ganglion is a question that I cannot definitely answer. Possibly the crowding of the first and second ganglia on one another, as new nervous elements were added, pressed the »Punktsubstanz« of the second ganglion into a new channel. But such answers can be at most only suggestive. That the change in the direction of growth in the second ganglion is an adequate explanation of the two adjoining decussations seems evident enough. Whether the cause of this change can be discovered or not is another question.

8. Derivation of Ommatidia.

The numerical relations of the cells in the ommatidia of crustaceans, as I have already pointed out (cf. Parker, 91), have such a remarkable uniformity that the idea of ommatidial types definable by the number and arrangement of their cells almost naturally suggests itself. As an example of the most complex of these types, the ommatidium in *Astacus* may be taken. The numbers of cells that it contains, omitting the accessory pigment cells, are as follows: corneal hypodermal cells, two; cone cells, four; distal retinular cells, two; proximal retinular cells, seven functional and one rudimentary. The arrangement of these elements as seen in the longitudinal and transverse aspect of the ommatidium is shown in the diagrammatic figures 64 to 66. One of the simplect ommatidia is that in *Branchipus* in which there are two corneal hypodermal cells, four cone cells, and five retinular cells. In some ommatidia, notably those in schizopods, the cones consist of only two cells, a condition which suggests that the ommatidia in *Branchipus*, at least so far as their cones are concerned, probably do not represent the simplest type. The least number of cells that we should be justified in assuming for the simplest type of ommatidium would then be two corneal hypodermal cells, two cone cells, and five retinular cells. The arrangement of these elements is indicated in figures 61 and 62.

These two types of ommatidia, the simplest and the most complex, are without doubt genetically connected, and, as there is no evidence to show that the former is a degenerate product of the latter, it is probable that the simplest type is a primitive one from which the other has been derived. The numerical relation of the ommatidial cells indicates the way in which this derivation could have been accomplished. Thus a cone composed of two cells could be easily converted into one formed of four cells by a division of each original cell into two, and the simpler group of five indifferentiated retinular cells could by differentiation and division give rise to the two distal and eight proximal retinular cells of the more complex type (cf. Parker, 90, pag. 56).

The necessary steps in the conversion of an ommatidium of the simpler type into one of the more complex type are indicated in the diagrammatic figures 61 to 66. These changes effect only the retinular and cone cells, the corneal hypodermal cells being essentially alike in both types. The cone cells, originally two in number

(Fig. 62), could by division (Fig. 63) become four (Fig. 65), and by their elongation the rhabdome (*rhb*) would come to lie some considerable distance from the cone proper (Fig. 64). These two changes, the increase in number and the elongation, are the chief modifications noticeable in the cone cells. The changes in the retinular cells are more complex. Each of the five retinular cells in the simpler type (Fig. 61) gives rise to a part of the rhabdome and forms a portion of the sheath of the cone. In the complex type, these two functions are carried out by separate cells, the distal retinular cells forming the sheath of the cone and the proximal ones producing the rhabdome. Beginning with the simpler type, it is conceivable that one of its retinular cells (Fig. 62, *9—10*) might come to be chiefly concerned with sheathing the cone, while the remaining four might become more or less limited to the rhabdome. If the retinular cell that partially envelopes the cone were to divide, the ommatidium would then contain two distal retinular cells and four proximal ones, a condition precisely that found in *Serolis* (cf. PARKER, 91, pag. 89). From this stage, by a division of the four proximal retinular cells into eight, a stage in which the numerical relations of the cells are exactly those in *Astacus* would be reached. The elongation of the cone cells would separate the proximal from the distal retinular cells, the latter being limited to the cone, the former to the rhabdome (Fig. 64). The details of this process are clearly enough shown in the diagrammatic figures already referred to, and require comment in only one particular. The position in the simpler ommatidial type of the cell (Fig. 62, *9—10*), from which the two distal retinular cells of the more complex type were derived, is such that it is probable that the two descendants of this cell do not remain in the same ommatidium, but that one of them (*10*) applies itself to an adjoining ommatidium, while the other (*9*) remains with the ommatidium to which it originally belonged (cf. Figs. 63 and 65).

The type of optic ganglia found in *Branchipus* has already been shown to be a primitive one, and the exclusive association of ommatidia containing only five retinular cells with this type is evidence in favor of the primitive nature of the ommatidia. In a similar way, the regular occurrence of ommatidia of ten retinular cells with a derived type of ganglionic structure, as in *Astacus*, supports the conclusion already reached that these ommatidia, like the connected ganglia, are also structures of a derived type. Deductions such as these lead to the general conclusion that, beginning with a stage

somewhat like that in *Branchipus*, the optic ganglia and retina in crustaceans have grown in complexity hand in hand till a condition like that in *Astacus* was reached. This mutual growth is quite natural when one reflects on the intimate physiological dependence of the retina and the ganglia.

Aside from the question of the relation of ommatidia to one another is that concerning their origin. This topic has already been discussed (cf. PARKER, 91, pag. 118), and I recur to it only to add some fresh evidence. This evidence bears directly upon the opinion expressed by WATASE (90) that each ommatidium is an elongated ectodermic involution whose cavity has been obliterated by the approximation of its walls, the cells of which, however, still retain their power of secreting chitinous substance. The secretion of the deeper cells forms the rhabdome, that of cells nearer the surface gives rise to the cone, and the superficial cells produce the facet; in one sense, then, these three structures, rhabdome, cone, and facet, are homologous. I have already advanced arguments against this theory (cf. PARKER, 91, pag. 128): the arrangement of the cells in different ommatidia does not favor this idea; the small number of cells in the more primitive forms of ommatidia makes involution mechanically difficult; there are no transitional forms between those simple ocelli that are produced by involution, and ommatidia; and, finally, there is absolutely no embryological evidence that ommatidia are formed by involution. To these objections I must now add the further one that the composition of the rhabdome as portrayed in the preceding pages does not favor the idea that this structure is in any wise a secreted body, but rather that it is a living product of the retinular cell in much the same sense that muscle substance is the product of a muscle cell. These objections seem to me to afford sufficient ground for abandoning the theory that ommatidia have arisen by involution. They offer no difficulty, however, to the idea already expressed (PARKER, 91, pag. 130) that the simplest type of ommatidium has been derived from a cluster of cells in a continuous unfolded epithelium and that by a process of cell division and differentiation the simpler type of ommatidium gave rise to the more complex.

Papers Quoted.

Angelucci, A. (78), Histologische Untersuchungen über das retinale Pigmentepithel der Wirbelthiere. in: Arch. Anat. Phys. Phys. Abth. 1878 pag. 353.

Berger, E. (78), Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. in: Arb. Z. Inst. Wien 1. Bd. pag. 173.

Carrière, J. (85), Die Sehorgane der Thiere vergleichend-anatomisch dargestellt.

—— (89), Bau und Entwicklung des Auges der zehnfüßigen Crustaceen und der Arachnoiden. in: Biol. Centralbl. 9. Bd. pag. 225.

Claus, C. (76), Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren. in: Zeit. Wiss. Z. 27. Bd. pag. 362.

—— (86), Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia* nebst vergleichenden Bemerkungen über andere Phyllopoden. in: Arb. Z. Inst. Wien 6. Bd. pag. 267.

—— (88), Über den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken. ibid. 8. Bd. pag. 1.

Della Valle, A. (93), Gammarini del Golfo di Napoli. in: Fauna Flora Golf. Neapel 20. Monogr.

Dietl, M. J. (76), Die Organisation des Arthropodengehirns. in: Zeit. Wiss. Z. 27. Bd. pag. 488.

Exner, S. (91), Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insecten.

Gottsche, C. M. (52), Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Auges der Krebse und Fliegen. in: Arch. Anat. Phys. 1852 pag. 483.

Grenacher, H. (79), Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insecten und Crustaceen.

Herrick, F. H. (92), *Alpheus*: A study in the Development of Crustacea. in: Mem. Nation. Acad. Sc. Washington Vol. 5 Mem. No. 4 pag. 370.

Johansen, H. (92), Über die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa*. in: Z. Anzeiger 15. Jahrg. pag. 353.

Kölliker, A. (91), Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. in: Zeit. Wiss. Z. 51. Bd. pag. 1.

Leydig, F. (55), Zum feineren Bau der Arthropoden. in: Arch. Anat. Phys. 1855 pag. 376.

Lowne, B. T. (84), On the Compound Vision and the Morphology of the Eye in Insects. in: Trans. Linn. Soc. London (2) Vol. 2 pag. 389.

Parker, G. H. (90), The Histology and Development of the Eye in the Lobster. in: Bull. Mus. Comp. Z. Harvard Coll. Vol. 20 pag. 1.

—— (91), The Compound Eyes in Crustaceans. ibid. Vol. 21 pag. 45.

—— (92), A Method for making Paraffine Sections from Preparations stained with Ehrlich's Methylenblue. in: Z. Anzeiger 15. Jahrg. pag. 375. Also in: Sitz. Ber. Ges. Nat. Freunde Berlin 1892 pag. 97.

Patten, W. (86), Eyes of Molluscs and Arthropods. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 6. Bd. pag. 542.

—— (90), Is the Ommatidium a Hair-bearing Sense Bud? in: Anat. Anzeiger 5. Jahrg. pag. 353.

Rath, O. vom (93), Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von *Salamandra maculosa*. in: Zeit. Wiss. Z. 57. Bd. pag. 97.

Reichenbach, H. (86), Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses. in: Abh. Senckenbg. Ges. Frankfurt 14. Bd. pag. 1.

Retzius, G. (90), Biologische Untersuchungen. (2) 1. Bd.

Schultze, M. (68), Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insecten.

Szczawinska, W. (91), Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacés et Recherches expérimentales sur les mouvements du pigment granuleux et des cellules pigmentaires sous l'influence de la lumière et de l'obscurité dans les yeux des Crustacés et des Arachnides. in: Arch. Biol. Tome 10 pag. 523.

Viallanes, H. (92), Recherches anatomiques et physiologiques sur l'oeil composé des Arthropodes. in: Ann. Sc. N. (7) Tome 13 pag. 349.

—— (92a), Contribution à l'histologie du système nerveux des Invertébrés: la lame ganglionnaire de la Langouste. ibid. pag. 385.

Wagner, R. (35), Einige Bemerkungen über den Bau der zusammengesetzten Augen der Insecten. in: Arch. Naturg. 1. Jahrg. pag. 372.

Waldeyer, W. (91), Über einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems. in: Med. Wochenschr. No. 44.

Watase, S. (90), On the Morphology of the Compound Eyes of Arthropods. in: Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 4 pag. 287.

Willem, V. (92), Les Ocelles de *Lithobius* et de *Polyxenus*. in: Bull. Soc. Mal. Belg. Tome 27 pag. 79.

Explanation of Figures.

All the drawings were made with the aid of an Abbe camera.

Abbreviations.

a Anterior.
ax.n Fibrillar axis.
cl.con Cone cell.
cl.crn Corneal hypodermal cell.
cl.dst Distal retinular cell.
cl.gn Ganglionic cell.
cl.pg Accessory pigment cell.
con Cone.
crn Corneal cuticula.
cta Cuticula.
cx.1 First decussation.
cx.2 Second decussation.
cx.3 Third decussation.
d Dorsal.
fbr.con Fibre of cone cell.
fbr.dst Fibre of distal retinular cell.
fbr.n Nerve fibre.
fbr'.n Nerve fibrilla.
fbr.r Retinal fibre.
h'drm Hypodermis.
la.a Anterior half plate.
la.p Posterior half plate.
mb.ba Basement membrane.
mu Muscle.
n.d Dorsal part of optic nerve.
nl.con Nucleus of cone cell.
nl.crn Nucleus of corneal hypodermal cell.
nl.dst Nucleus of distal retinular cell
nl.ex Outer nuclei of I.
nl.in Inner nuclei of I.
nl.ms'drm Nucleus of mesodermic cell.
nl.pg Nucleus of accessory pigment cell.

nl.px Nucleus of proximal retinular cell.
n.opt Optic nerve.
p Posterior.
r Retina.
rhb Rhabdome.
rhb' Rhabdomere.
v Ventral.
va.sng Blood vessel.
I. Punktsubstanz of first ganglion.
II. » of second »
III. » of third »
IV. » of fourth »

The numbers 1 to 8 are used to designate the proximal retinal cells, the same number referring always to corresponding cells.

Plate 1.

Fig. 1—6 are magnified 130 diameters; Figs. 7—22, 430 diameters; Figs. 23—25, 640 diameters. The figures of all transverse sections are placed upon the plate so that their upper edge is dorsal, their lower ventral, their right side anterior, and their left posterior (cf. pag. 7).

Figs. 1 and 2. Longitudinal sections of ommatidia showing the arrangement of pigment as influenced by light (Fig. 1) and by darkness (Fig. 2). The numbers at the right of Fig. 2 indicate the levels at which the sections for Figs. 3—6 were taken.

Fig. 3. Transverse section through the corneal hypodermis; the tip of the cone appears in the centre of the section.

Fig. 4. Transverse section through the cone cells at the level of their nuclei.

Fig. 5. Transverse section through the cone and nuclei of the distal retinular cells.

Fig. 6. Transverse section through the cone cells proximal to the cone.

Fig. 7. Longitudinal section of a retinula; *x* cavity filled with fluid; the numbers at the left indicate the levels at which sections for Figs. 8—20 were made.

Figs. 8—13 represent consecutive transverse sections through the region occupied by the nuclei of the eight proximal retinular cells.

Fig. 8. The most distal section in the series, containing parts of the nuclei of cells 1, 3, and 7.

Fig. 9. The second section, containing, in addition to parts of the three nuclei just named, part of the nucleus of cell 6.

Fig. 10. The third section, containing the proximal portions of the nuclei in cells 6 and 7 and the distal part of the nucleus of cell 2.

Fig. 11. The fourth section, containing, in addition to a part of the nucleus in cell 2, parts of the nuclei of cells 4 and 5.

Fig. 12. The fifth section, containing the proximal ends of the nuclei in cells 4 and 5.

Fig. 13. The sixth section, containing, in addition to cells 1—7, the nucleus of cell 8.

Fig. 14. Transverse section of a retinula at the level of the fluid-filled cavity (*x*) distal to the rhabdome (compare Fig. 7), showing the two fibres (*fbr.dst*) from the distal retinular cells, the four fibres (*fbr.con*) from the cone cells, and a fibre (*y*) probably representing a proximal process from the eighth proximal retinular cell. Depigmented in potassic hydrate.

Fig. 15. Transverse section from near the distal end of the rhabdome showing the transparent central axis leading to that structure.

Figs. 16 and 17. Transverse sections from the distal end of the rhabdome to show the peculiar W-shaped outline of this structure; Fig. 17 was taken from the section proximal to that from which Fig. 16 was drawn.

Fig. 18. Transverse section of the proximal end of the rhabdome surrounded by its seven proximal retinular cells and the four fibrous prolongations of the cone cells. Depigmented in potassic hydrate.

Fig. 19. Transverse section from near the distal surface of the basement membrane. The fibrous ends of the proximal retinular cells as indicated by their fibrillar axes (*ax.n*) are forming groups of threes or fours preparatory to passing through the basement membrane. The fibres belonging to one ommatidium are numbered 1 to 7. The axis of each ommatidium is indicated by the slight elevation (*fbr.con*) on the basement membrane where the ends of the fibres from the cone cells terminate.

Fig. 20. Transverse section of groups of three and four retinal fibres immediately proximal to the basement membrane.

Fig. 21. Transverse section of retinal fibres approximately halfway between the retina and the first optic ganglion.

Fig. 22. Transverse section of a bundle of retinal fibres at the distal surface of the first optic ganglion.

Fig. 23. Longitudinal section of a rhabdome cut in such a place that one set of fibrillae appear in transverse section (dots) and another set in longitudinal section (lines). Rapid Golgi method.

Fig. 24. Transverse section of a rhabdome in which the fibrillae belonging to cell 2 and a few from cell 5 are colored. Rapid Golgi method.

Fig. 25. Transverse section of a rhabdome in such a plane that some of the fibrillae of both cells 1 and 7 appear. Rapid Golgi method.

Fig. 26. Right optic stalk of *Astacus* cut dorsoventrally; the right side is ventral; the left, dorsal. × 30.

Fig. 27. Right optic stalk of *Astacus* cut anteroposteriorly; the left side is anterior; the right, posterior. × 30.

Fig. 28. Right optic stalk of *Branchipus* cut dorsoventrally; the left side is dorsal; the right, ventral; owing to a twisting of the stalks, the anteroposterior position in *Astacus* (Fig. 27) corresponds to the dorsoventral one in *Branchipus* (Fig. 28); *x* region of growth. × 77.

Figs. 29—33 represent pieces of corneal cuticula that were cleaned in potassic hydrate and studied in water. × 130.

Fig. 29. Four facets from the centre of the corneal hypodermis, i. e., the distal pole of the optic stalk. The figure is placed as though it were a transverse section (see above).

Figs. 30—33. Pieces of corneal cuticula from the margins of the retina: Fig. 30, from the dorsal margin; Fig. 31, from the posterior margin; Fig. 32, from the ventral margin; and Fig. 33, from the anterior margin.

Figs. 34—37. Transverse sections of the optic ganglia. × 65.

Fig. 34. Transverse section through the first decussation (cf. Fig. 27), the surrounding ganglionic cells (*cl.gn*), and the »Punktsubstanz« of the first ganglion (I).

Fig. 35. Transverse section through the »Punktsubstanz« of the second ganglion (II), a part of the first decussation (*cx.1*), and the surrounding ganglion cells (*cl.gn*).

Fig. 36. Transverse section through a part of the second decussation (*cx.2*), the »Punktsubstanz« of the third ganglion (III), and the surrounding ganglionic cells (*cl.gn*); *x* a group of especially large ganglionic cells whose fibres extend from the second ganglion directly to the brain (cf. Fig. 59, green).

Fig. 37. Transverse section through the fourth ganglion: its substance is composed of a mixture of fibres and »Punktsubstanz«.

Plate 2.

All figures of transverse sections are so placed that their dorsal edges are above, their ventral below, their anterior to the right, and their posterior to the left (cf. pag. 7).

Fig. 38. Transverse section of the optic nerve at a plane midway between the fourth optic ganglion and the brain. The outlines of the individual fibres, which are usually readily distinguishable, can scarcely be made out in the dorsal part of the nerve (*n.d*). × 140.

Fig. 39. Transverse section of the optic nerve of a crayfish 3 cm. long. × 65.

Fig. 40. Transverse section of the optic nerve of an adult crayfish. × 65.

Figs. 41—44. Transverse sections at different levels through the first ganglion. × 410.

Fig. 41. Transverse section at the level of the outer nuclei (cf. Fig. 46, 2).

Fig. 42. Transverse section at the level of the fibrous layer (cf. Fig. 46, 3).

Fig. 43. Transverse section at the level of the inner nuclei (cf. Fig. 46, 4).

Fig. 44. Transverse section through the »Punktsubstanz« of the first ganglion showing four neurommatidia.

Fig. 45. Section from a part of the first decussation; the plane of section is such that some bundles of fibres are cut longitudinally, some transversely. × 410.

Fig. 46. Section through the first optic ganglion: 1) layer of retinal fibres; 2) outer nuclei; 3) fibrous layer; 4) inner nuclei; 5) »Punktsubstanz«; and 6) nerves fibres of the first decussation. A retinal fibre (*fbr.r*) is seen to form a fibrillation in the »Punktsubstanz«. × 410.

Fig. 47. A section similar to that shown in Fig. 46, but in which a fibre (*fbr.n*) from the first decussation is seen terminating in the »Punktsubstanz«. × 410.

Fig. 48. A nerve fibre and ganglion cell of the small type from the first decussation; the fibrillation forms a part of the »Punktsubstanz« of the second ganglion. Methylen blue. × 140.

Fig. 49. A similar fibre and cell of the large type. Methylen blue; fixed with corrosive sublimate. × 140.

Fig. 50. Fibrillation of a fibre from the second decussation and of one from the third decussation in the »Punktsubstanz« of the third ganglion. Rapid Golgi method. × 140.

Fig. 51. Termination of a fibre from the optic nerve in its ganglionic cell and in fibrillations in the fourth optic ganglion. Methylen blue. × 140.

Fig. 52. Termination of two optic nerve fibres in ganglionic cells of the fourth ganglion without apparent fibrillations. Methylen blue. × 140.

Fig. 53. Termination of an optic nerve fibre in a fibrillation in the fourth ganglion without any apparent connection with a ganglionic cell. Methylen blue. × 140.

Fig. 54. Fibrillation of an optic nerve fibre in the optic lobe of the brain. Rapid GOLGI method. × 140.

Fig. 55. Transverse section of the fourth optic ganglion showing the dorsal eminence (*x*) into which pass fibres from the dorsal part of the optic nerve (*n.d*) and from the cells (*cl.gn*) on the anterior face of the ganglion. VOM RATH's method. × 65.

Fig. 56. Longitudinal section of the fourth optic ganglion showing the dorsal eminence (*x*) and the dorsal part of the optic nerve (*n.d*). VOM RATH's method. × 65.

Fig. 57. An outline of portions of a longitudinal section of optic ganglia in which numerous fibres had been stained with methylen blue: fixed in corrosive sublimat; *x* a nerve fibre with an anomalous course. × 65.

Fig. 58. Nervi nervorum (?) from the surface of the fourth ganglion. Methylen blue. × 140.

Plate 3.

Fig. 59. A diagram representing the nervous structure of the optic tracts in *Astacus*. The optic stalk is supposed to be cut on its axis in an antero-posterior plane; in the fourth ganglion and in the optic nerve those fibres and cells that would lie dorsal to the plane of section are drawn in solid colors; those ventral to this plane are represented in dotted lines. Whereas the path indicated by the green fibres involves only three neurons between the retina and the brain, the other paths require five. Although the diagram represents the actual conditions rather fully, it must be born in mind (cf. pag. 52) that for each nerve fibre entering the brain, there are about four emerging from the retina. The arrows indicate the direction of growth. × 40.

Fig. 60. A diagrammatic figure of a neuron of the first order (cf. pag. 20); the nervous portions are colored red.

Fig. 61—66. Diagrams to illustrate the transition from a simple (Fig. 61) to a complex ommatidium (Fig. 64). Different kinds of cells are designated by different colors: cone cells, green; the dorsal undifferentiated retinular cell and its derivatives, the distal retinular cells, blue; the four remaining undifferentiated retinular cells and their derivatives, the proximal retinular cells, red; other parts, gray. The longitudinal sections (Figs. 61 and 64) are supposed to be cut in the dorsoventral plane. The transverse sections are placed with their dorsal sides uppermost. The numbering of the retinular cells is such that in the simpler type each cell that gives rise by division to two cells, is indicated by the same numbers as are used to designate its descendants.

Fig. 61. Longitudinal section of an ommatidium of the simpler type.

Fig. 62. Diagram showing the position of the cells in the transverse aspect of an ommatidium of the simpler type.

Fig. 63. Diagram illustrating the necessary change in position and the division of cells in passing from the simpler to the more complex type. The planes of division are indicated by dotted lines.

Fig. 64. Longitudinal section of an ommatidium of the more complex type. For the sake of simplicity the fibres of the distal retinular cells (blue and gray) are not carried proximally farther than the distal ends of the proximal retinular cells.

Fig. 65. Transverse section of an ommatidium of the more complex type at the level of its cone.

Fig. 66. A similar section at the level of the rhabdome.

Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat der Arthropoden.

Von

Dr. Theodor List
in Neapel.

2. Theil: Die Decapoden[1].

Mit Tafel 4—6 und 9 Figuren im Text.

Die im Folgenden mitgetheilten Untersuchungen wurden an der zoologischen Station zu Neapel angestellt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Großherzogl. hessischen Ministerium des Innern und der Justiz für die Überlassung eines Arbeitsplatzes daselbst meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen.

A. Untersuchungen an Macruren.

1. a. *Penaeus caramote* Desm.

Penaeus caramote Desm. kommt im Golfe von Neapel in einer Tiefe von 25—30 m vor[2], und zwar derart im Sande eingegraben, dass von ihm nur die Augen und die langen, seitwärts nach hinten liegenden Antennen sichtbar sind.

Alle Penäiden besitzen einen seitlich zusammengedrückten Körper; bei unserer Art ist diese Eigenschaft verhältnismäßig wenig ausgeprägt. Bei einem Thiere beispielsweise, dessen Thorax 48,3 mm

[1] Fortsetzung des 1. Theiles: *Astacus fluviatilis.* in: Morph. Jahrb. 22. Bd. 1895. pag. 380—440 Taf. 14—18.

[2] Diese sowie eine Reihe anderer Angaben über das Vorkommen verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Salv. Lo Bianco, des Conservators der zoologischen Station, dem ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank ausspreche.

und dessen Abdomen 87,8 mm lang ist, beträgt die Thoraxbreite 15 mm. Sehr auffallend ist die Länge resp. Kürze der Thoraxfüße. (Ich habe in dieser Arbeit die Bezeichnungsweise Scherenfuß und 1.—4. Gehfuß fallen lassen und dafür aus rein praktischen Gründen 1.—5. Thoraxfuß gesetzt nach Boas **2** pag. 489.) Aus der Tabelle 1 und 2 (s. unten pag. 82) geht hervor, dass bei einem 136,1 mm langen Thiere der 1. Thoraxfuß = 26,4; der 2. = 36,1; der 3. = 45,7; der 4. = 38,7; der 5. = 41,5 mm lang ist. Versuchen wir, ob uns für diese auffallenden Längenverhältnisse die Lebensweise einige Aufschlüsse giebt.

Bringen wir *P. caram.* in ein Aquarium, auf dessen Boden Sand liegt, so ist Folgendes zu beobachten: Der 3. Kieferfuß, der den 1. Thoraxfuß weit an Größe übertrifft, scharrt die Steinchen von innen nach außen; von den Thoraxfüßen, die alle in einem spitzen Winkel nach vorn gestreckt und um das 5. Gelenk stark gebeugt sind, ergreifen die 3 ersten sie mit ihren Scheren, indem das Scherenglied (6. + 7.) um das 6. Gelenk in einem fast rechten Winkel zur Bewegungsebene des 5. Gelenkes nach innen gebeugt und dann mit den Steinchen nach außen geführt wird. Dort nehmen sie die beiden letzten Fußpaare in Empfang und befördern sie nach hinten weiter. Zugleich sind aber auch die schaufelförmigen Abdominalfüße in regster Thätigkeit, indem sie in fortwährend pendelnder Bewegung von vorn nach hinten den Sand aufwühlen, so dass in kurzer Zeit der ganze *Penaeus* bis auf Augen und Antennen verschwunden ist. Während des Eingrabens wirken also in gleicher Weise die 3 ersten Thoraxfußpaare, die beiden letzten und die Abdominalfüße. Sehr zweckmäßig sind dabei die Längenverhältnisse der 3 ersten Fußpaare, von denen eines dem anderen in die Hände, richtiger in die Scheren arbeitet. Der ganze Bewegungsapparat ist also seiner Hauptfunction vorzüglich angepasst, nämlich dem Graben. Als Gehfüße dienen nur die beiden letzten scherenlosen Paare, sie sind beide nach vorn gerichtet und wirken als Zieher. Hierdurch wird der Gang nach rückwärts fast unmöglich gemacht. Als Schwimmer steht *P. caram.* weit hinter seinen Verwandten zurück.

In der natürlichen Lage nimmt *P. caram.* eine horizontale Stellung ein, was bei einem guten Schwimmer fast nie vorkommt. Die kleinen, aber kräftigen Thoraxfüße sind sämmtlich siebengliedrig und abgeplattet, ähnlich wie bei *Astacus* (Taf. 4 Fig. 1). Die beiden letzten Glieder des 4. und 5. Thoraxfußes sind, entsprechend ihrer Function, im entgegengesetzten Sinne der ersten Glieder abgeplattet. Die

flachere Seite ist die untere, dem Boden zugekehrte; die Ränder der beiden Glieder sind mit einer sehr scharfen Kante ausgestattet, und in ihren Flächen verläuft beiderseits eine Furche. Wollen wir die Längenverhältnisse der Thoraxfüße in einfachen Zahlen ausdrücken, so können wir sagen, sie verhalten sich wie 5 : 7 : 9 : 8 : 8 (vgl. unten pag. 82 Tabelle 2). Das 2. Glied ist bei den beiden letzten Füßen am kürzesten, bei den übrigen ist es das 6. Glied. Nahezu (beim 1. Thoraxfuße) oder meist (bei den übrigen Thoraxfüßen) doppelt so groß wie das 1., 2. und 7. Glied, die bei allen Füßen fast gleich lang sind, sind das 4. und 5. Glied. Beide Glieder sind sehr wichtig, wie wir wissen: das 4. beherbergt die Muskulatur für das 5. Gelenk, ein Hauptgehgelenk, das 5. Glied aber ist hier von besonderer Bedeutung, da es die Kraft für das sehr angestrengte 6. Glied (Scherenglied der 3 ersten Thoraxfüße) liefert. Mit Ausnahme des 1. Thoraxfußes sind alle Füße ziemlich glatt. Das Scherenglied und das letzte Glied der übrigen Füße tragen Borsten, die in eigenthümlichen Gruppen angeordnet sind: sie fehlen der beim Graben stark angegriffenen Unterseite der Endglieder der beiden letzten Thoraxfüße. Über die Function der Haare lassen sich zur Zeit nur Vermuthungen vorbringen; dass sie im Dienste der Sinnesthätigkeit stehen, ist sehr wahrscheinlich.

Die Schwanzfüße bestehen (außer dem 1.) aus einem Basalgliede, einem größeren Exopoditen und einem kleineren Endopoditen. Charakteristisch ist für beide, dass sie ungegliedert und verhältnismäßig breit, also vorzüglich zur Function als »Grabschaufeln« geeignet sind. Ein continuirlicher Haarsaum, der sie umgiebt, vergrößert die Fläche und den Widerstand. Diese Haare sind keine einfachen Gebilde, sondern (Taf. 4 Fig. 2) jedes hat zunächst einen Schaft, der in der unteren Hälfte ungegliedert und in der oberen ganz gegliedert ist, und trägt einen biserialen Haarsaum. Die Härchen 2. Ordnung sind in dem unteren, ungegliederten Theile stärkere Gebilde und stehen in spitzen Winkeln, während die des gegliederten Theiles äußerst zart sind und fast senkrecht stehen; sämmtliche Härchen je zweier benachbarten Haare greifen über einander und stellen so eine widerstandsfähige Fläche dar.

Der Gelenkmechanismus der Thoraxfüße weicht in folgenden Punkten von dem bei *Astacus* (pag. 383 u. ff.) beschriebenen ab. Von der Körpergelenkverbindung ist zu sagen, dass die Länge der Körpergelenkachsen (vgl. unten pag. 82 Tabelle 1) von hinten nach vorn stetig abnimmt. Die Verbindung des 5. Thoraxfußes ist so gebaut,

dass zur Bildung des äußeren Drehpunktes *b* das Skelet des 1. Gliedes in einen langen Zipfel ausläuft, dessen Spitze *b* darstellt, das in einer entsprechenden Falte des inneren Skeletes liegt und mit ihm fest verbunden ist; bei *a*, dem äußeren Drehpunkte, finden wir eine kleine Gelenkfläche vor, die sich auf einer ähnlichen Fläche des inneren Skeletes bewegt. Die Körpergelenke der übrigen Thoraxfüße sind alle unter sich ähnlich gebaut, im Allgemeinen viel einfacher als bei *Astacus*. Die innere Verbindung wird durch einen sehr kleinen Fortsatz des 1. Gliedes vermittelt, der sich in einer ähnlichen Pfanne dreht, und die äußere durch eine wenig ausgeprägte Gelenkfläche am 1. Gliede, die auf einem glatten Fortsatze gleitet. Bei der 2. Gelenkverbindung ist der vom 2. Gliede kommende Zapfen bei *c* fest mit dem Gelenkpunkte des 1. Gliedes verbunden, während bei Punkt *d* der Zapfen des 2. Gliedes in einer Bucht des 1. Gliedes verläuft. Wichtig ist, dass zur Sicherung des Gelenkes Skeletfalten »Balken« (LANGER[1] pag. 7 nennt sie Balken) in der Richtung der Gelenkachse verlaufen. Bei der folgenden Gelenkverbindung (1,2) ist der Gelenkpunkt 2 nur sehr wenig nach der anderen Seite gedreht. Über den Bau des 6. Gelenkes (7,8) der 3 ersten Thoraxfüße und die Verbindung des Scherengliedes mit dem 5. Gliede finden wir bei BOAS **1** pag. 155 erwähnt, dass »Articulatio inter articulos V et VI sine axe«, und an einer anderen Stelle (pag. 164) »cette articulation est privée d'axe et peut se mouvoir dans plusieurs sens«. Meine Untersuchung dieser Gelenkverbindung hat ergeben, dass auf der abgeplatteten (oder inneren, dem Körper zugewandten) Beinseite eine Verbindung wie bei den beiden letzten Thoraxfüßen vorhanden ist, ein Fortsatz des 5. Gliedes, der sich in einer Bucht des 6. Gliedes bewegt, dass die andere Gelenkverbindung jedoch fehlt. Sonach haben wir kein echtes Charniergelenk mehr vor uns. Die Beobachtung aber lehrt, dass es hauptsächlich zwei Excursionsebenen sind, in denen das Scherenglied verkehrt: in der zur 5. Excursionsebene parallelen und in der dazu senkrechten Ebene; in dieser Ebene wird das Glied immer beim Wegtragen der Steine, also beim Graben bewegt.

Das sind die Wirkungen, wie verhalten sich die Ursachen? In der That finden wir, dass ein Strecker und ein Beuger genau wie beim

---

[1] S. die Litteraturliste am Ende dieser Arbeit. Sind von demselben Autor mehrere Arbeiten aufgeführt, so steht im Texte hinter dem Namen eine fette Zahl, welche mit der in der Liste correspondirt.

5. Gelenke inseriren (Taf. 5 Fig. 25), dass jedoch einerseits in der dazu senkrechten Ebene noch ein Muskel inserirt, der schwächer entwickelt ist als die übrigen.

Wie sich die Lage der übrigen Gelenkachsen zu einander verhält, zeigt uns Tabelle 5 (unten pag. 83). Auf welche Weise die aufgezeichneten Zahlenwerthe erhalten worden sind, darüber giebt meine Astacusarbeit pag. 392—405 genaue Auskunft. Aus der dort ausgeführten Kritik und den erläuterten Beziehungen zwischen den beiden Methoden zur Bestimmung des Winkels, den je zwei Gelenkachsen mit einander bilden, geht hervor, dass hier, wo es sich um so kleine Größenverhältnisse handelte, die darstellend-geometrische Methode gar nicht in Frage kommen konnte, sondern nur die analytische Methode, die ausschließlich bei dieser Arbeit angewandt wurde.

Als Hauptresultat geht aus Tabelle 5 hervor, dass die 5., 6. und 7. Gelenkachse des 4. und 5. Thoraxfußes einander parallel sind, somit alle Bewegungen um die betreffenden Gelenke in eine Ebene zusammenfallen.

Diese Thatsache ist sehr wichtig, weil sie darauf hinweist, dass auch bezüglich des Bewegungsapparates die Penäiden eine primitive Stellung einnehmen. Die Lage der übrigen Gelenkachsen zu einander ist bei den einzelnen Thoraxfüßen sehr verschieden, jedoch sind die entsprechenden Werthe unter einander ähnlich, fast gleich. Die Thoraxfüße sind demnach sehr gleichartig gestaltet.

Die Koordinaten-Tabelle 4 (unten pag. 83) von *P. caram.* lehrt uns, dass je zwei auf einander folgende Drehachsen in verschiedenen Ebenen liegen, also ein Tetraëder bilden (mit Ausnahme der 5., 6. und 7. beim 4. und 5. Thoraxfuße), dass jedoch überall das Tetraëder, das die Drehpunkte der 3. und 4. Gelenkachse mit einander bilden, am kleinsten ist. Auch hier ist wieder eine Übereinstimmung der entsprechenden Werthe bei den einzelnen Thoraxfüßen zu constatiren: das größte (höchste) Tetraëder ist immer das aus den beiden ersten Gelenkachsen gebildete, dann folgt das 2. und dann erst das 4. Tetraëder.

Diese Thatsachen weisen wieder auf den allgemein gültigen Satz hin, dass die 1., 2. und 5. Gelenkachse für die Bewegung sehr wichtig sind.

Von principieller Bedeutung ist die Frage: Unter welchen Winkeln sind die Thoraxfüße am Körper eingelenkt? Wie erwähnt, sind alle gleichgerichtet, in der Weise, dass sie in spitzen

Winkeln zur Symmetrie-Ebene des Körpers stehen. Taf. 4 Fig. 4 stellt eine mit der Camera entworfene Zeichnung des inneren Skeletes in vierfacher Größe dar, bei der nur die für unsere Frage in Betracht kommenden Verhältnisse berücksichtigt wurden, in erster Linie also die Körpergelenkpunkte. Nebenan Fig. 1 im Texte giebt die Punkte allein und ihre Lage zur Symmetrie-Ebene wieder. Als Resultat geht hervor: die Körpergelenkachsen der Thoraxfüße bilden nicht irgend einen spitzen Winkel mit der Symmetrie-Ebene, sondern alle denselben Winkel, so dass alle Füße vollkommen gleichgerichtet sind. Die Lage der Achsen zum Horizont weicht besonders beim 5. Fuße etwas von der der übrigen ab.

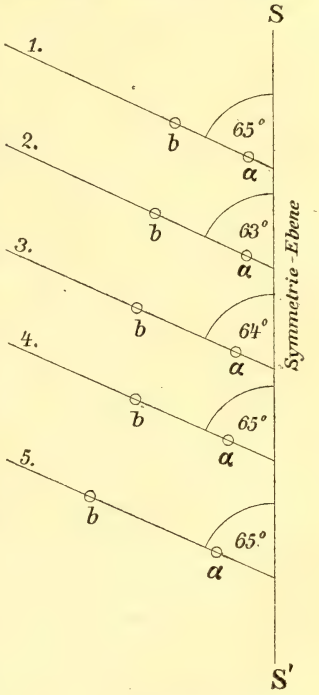


Fig. 1. Lage der Körpergelenkpunkte zur Symmetrie-Ebene *S S'*. *Penaeus caramote*. Vgl. Taf. 4 Fig. 3.

Wenn es auch nicht meine Absicht ist, in dieser Arbeit näher auf den Bau des inneren Skeletes einzugehen, so möchte ich doch einige interessante Thatsachen nicht unerwähnt lassen. Die ersten genauen Angaben macht Milne Edwards 2 pag. 270: »C'est toujours de la portion antérieure du thorax des Décapodes que la consolidation du squelette tégumentaire par la soudure ou la fusion de ses éléments anatomiques est portée le plus loin. Chez plusieurs de ces animaux, les Pagures, les Ecrevisses, les Lithodes et les Galathées, par exemple, l'hebdosomite est mobile, et séparé du zoonite précédent par un espace membraneux.« C. Heller (pag. 8) schließt sich Milne Edwards in seinen Ausführungen darüber an. Boas 1 hat zwar die Verwandtschaftsverhältnisse der Decapoden mit Hilfe des Integumentskeletes darzustellen versucht, dabei jedoch merkwürdigerweise das innere Skelet gar nicht in den Kreis seiner Untersuchungen gezogen. Dagegen steht in einer anderen Arbeit (2 pag. 563) in einer Anmerkung Folgendes: »Die meisten Rumpfsegmente sind bei der Mehrzahl der Decapoden an der Ventralseite mit einander verwachsen; nur bei *Penaeus* fand ich die meisten etwas, wenn auch nur wenig, unter einander beweglich.«

Bei meinen Untersuchungen über die Natur der Körpergelenke

fand ich, dass der obige Satz von Milne Edwards keineswegs in dieser Form richtig ist, dass vielmehr bei *P. caram.* gerade das Umgekehrte gilt: hier sind nicht die ersten Segmente am festesten mit einander verbunden, sondern die letzten, und zwar ist das 14. Segment (vgl. Taf. 4 Fig. 4) bis auf eine kleine Stelle in der Mitte am besten mit dem 13. verbunden, während zwischen den vorhergehenden die Gelenkhaut immer (relativ) größer wird. Wegen des engen Anschlusses der einzelnen Skelettheile an einander kann man natürlich von einer größeren Beweglichkeit zwischen den Segmenten nicht sprechen.

Über die Größe des Excursionswinkels um die einzelnen Gelenkachsen ist Folgendes zu erwähnen. Gerstaecker sagt pag. 882: »Diese sieben Glieder können jedoch nur im morphologischen, nicht im functionellen Sinne einen gleichen Werth beanspruchen, da zwischen dem zweiten und dritten bei dem Mangel einer Gelenkhaut keine freie Beweglichkeit existirt; sie sind vielmehr, wie es scheint, durchweg unter einer festen Naht mit einander vereinigt und stellen daher in Gemeinschaft ein Verbindungsglied zwischen dem Hüft- (Coxa) und dem vierten (Schenkel-) Glied (Femur) dar.«

Dieser Satz, der von allgemeiner Gültigkeit für die Decapoden überhaupt sein soll, ist falsch. Von den Excursionswinkeln um die einzelnen Gelenkachsen bei den Thoraxfüßen von *P. caram.* ist nämlich zu sagen, dass der große Gegensatz in der Beweglichkeit um die verschiedenen Achsen nicht besteht. Durch die Function, d. h. den einseitigen Gebrauch der Füße als Grabfüße, hat sich die Größe der einzelnen Ausschlagwinkel dahin geändert, dass z. B. die Beweglichkeit um die beiden ersten Gelenkachsen nicht so groß ist, wie bei *Astacus*, dass hingegen der Excursionswinkel um das 3. Gelenk bedeutend größer ist als dort, indem er nicht nur den um das 4. Gelenk möglichen Winkel erreicht, sondern noch übertrifft. Statt der einfachen Naht ist eine große Gelenkhaut vorhanden. Diese eben besprochenen Gelenke hatten bei *Astacus* die Function, das Bein nach innen, z. B. nach dem Munde hin zu drehen, bei *Penaeus* hingegen greifen ja die Beine nach innen, um die Steinchen zu holen, was sehr oft geschieht, und so ist eben durch die erhöhte Function eine größere Gelenkhaut entstanden.

1. b. *Penaeus membranaceus* Risso.

Penaeus membranaceus lebt in viel größerer Tiefe als *P. caramote*, meist in 100 m und mehr auf schlammigem Boden. Er gräbt sich nicht vollständig ein, sondern liegt ruhig auf dem Boden. Um vorwärts zu kommen, bedient er sich zweier Methoden. Die eine ist die, dass er mit seinen beiden letzten Thoraxfußpaaren geht. Er lässt zuerst die Schwanzfüße schwingen; hierdurch wird der Abdominaltheil des Körpers gehoben und kommt zum Schweben, die Schwanzflosse ist ganz ausgebreitet, und die Endglieder der beiden letzten Thoraxfüße berühren gerade den Boden. Jetzt wird der 5. rechte Thoraxfuß zugleich mit dem 4. linken nach vorwärts gehoben, dann kommen die beiden anderen zusammen; alle Thoraxfüße wirken in derselben Weise als Zieher. Der Gang wird jedoch hauptsächlich dadurch ermöglicht, dass die Schwanzfüße in fortwährender Thätigkeit sind und so den Beinen einen großen Theil des zu tragenden Gewichtes abnehmen. Der Gang nach rückwärts wird durch die gleiche spitzwinkelige Lage der Körpergelenkachsen und den ähnlichen Gesammtbau der beiden letzten Thoraxfußpaare fast unmöglich gemacht. Die Bewegung in dieser Richtung wird durch die Schwanzflosse allein bewerkstelligt. Bei dem Übergang vom Gehen zum Schwimmen werden alle Thoraxfüße um das 5. Gelenk gebeugt und seitlich an den Thorax gelegt, während die Schwanzfüße mit der Schwanzflosse als Steuer allein in Thätigkeit sind.

Durch die verschiedene Lebensweise der beiden Arten von *Penaeus* wird eine Reihe morphologischer Unterschiede bedingt. Messen wir zwei gleichgroße Thiere desselben Geschlechtes, so finden wir, dass bei

P. caramote der Cephalothorax 40,3 mm lang, 13,6 mm breit, das Abdomen 72,5 mm lang ist; und daß bei

P. membranaceus der Cephalothorax 43,0 mm lang, 11,0 mm breit, das Abdomen 69,5 mm lang ist.

Von beiden 112 mm langen Thieren verhält sich also bei *P. caramote* der Cephalothorax zu dem Abdomen wie 5 : 9, bei *P. membranaceus* wie 7 : 11,5. *P. membr.* ist viel schlanker und stärker comprimirt als der andere. Sein Abdomen ist ziemlich gewölbt, nicht gerade wie dort. Welch auffallende Unterschiede zwischen den Thoraxfüßen beider Arten bestehen, zeigen die Abbildungen (Taf. 4 Fig. 1 und 3), welche die Füße der beiden in ihren Maßen eben

Tabelle 1.

Wirkliche Maße in mm für *Penaeus caramote* Desm.

Tetraëder-Seiten	1. Thorax-fuß	2. Thorax-fuß	3. Thorax-fuß	4. Thorax-fuß	5. Thorax-fuß
a,b	3,9	4,5	4,7	4,9	6,3
a,c	3,1	3,6	3,9	3,3	3,7
a,d	2,5	2,4	2,4	2,2	3,3
b,c	4,0	4,5	4,8	4,2	4,9
b,d	4,2	4,8	5,0	4,4	5,2
c,d	2,3	2,5	2,6	2,5	2,6
c,1	3,8	4,0	4,0	3,5	3,8
c,2	1,4	1,6	1,6	1,3	1,4
d,1	4,5	4,8	4,9	4,3	4,3
d,2	2,6	2,9	3,0	2,6	2,4
1,2	2,6	2,6	2,6	2,6	2,3
1,3	2,2	3,3	3,7	3,4	3,3
1,4	2,1	2,8	3,8	3,8	3,9
2,3	4,7	5,8	6,1	5,6	5,6
2,4	4,1	4,8	5,8	5,4	5,5
3,4	1,8	1,9	1,9	1,8	2,0
3,5	5,3	7,9	10,0	9,4	10,3
3,6	5,2	7,7	10,0	9,3	10,2
4,5	6,0	8,8	10,4	9,5	10,3
4,6	5,9	8,6	10,4	9,4	10,2
5,6	1,2	1,3	1,3	1,3	1,2
5,7	5,0	10,1	16,0	8,2	8,1
5,8				8,3	9,3
6,7	5,2	10,1	16,2	8,3	9,3
6,8				8,2	9,1
7,8				1,2	1,0
7,9	2,1	2,6	3,0	6,2	6,3
7,10				6,4	6,4
8,9				6,4	6,4
8,10				6,2	6,3
9,10				1,0	1,0
9,11	4,0	4,0	4,1	3,9	4,0
9,12	4,1	4,1	4,2		
10,11	3,9	3,9	4,0	3,8	4,0
10,12	4,0	4,1	4,1		

Tabelle 2.

Mittlere Längenwerthe der einzelnen Beinglieder für *Penaeus caramote* Desm.

Glieder	1. Thorax-fuß	2. Thorax-fuß	3. Thorax-fuß	4. Thorax-fuß	5. Thorax-fuß
	mm	mm	mm	mm	mm
1.	3,6	4,2	4,4	3,8	4,4
2.	3,2	3,4	3,5	3,0	3,1
3.	3,1	4,0	4,7	4,4	4,4
4.	5,6	8,2	10,2	9,4	10,2
5.	5,1	10,0	16,1	8,1	9,1
6.	1,8	2,3	2,8	6,1	6,3
7.	4,0	4,0	4,0	3,9	4,0
1.—7.	26,4	36,1	45,7	38,7	41,5

Tabelle 3.

Mittlere Längenwerthe der einzelnen Beinglieder für *Penaeus membranaceus* Risso.

Glieder	1. Thorax-fuß	2. Thorax-fuß	3. Thorax-fuß	4. Thorax-fuß	5. Thorax-fuß
	mm	mm	mm	mm	mm
1.	2,5	2,8	3,2	2,6	2,6
2.	2,1	2,3	2,7	1,9	1,9
3.	3,2	3,5	3,9	4,4	4,7
4.	5,5	7,8	9,9	9,6	11,9
5.	4,9	7,5	11,9	9,9	11,9
6.	2,0	2,5	3,8	6,5	8,5
7.	3,8	3,5	3,8	3,6	3,8
1.—7.	24,0	29,9	39,2	38,5	45,3

Tabelle 4.

Koordinaten-Tabelle für *Penaeus caramote* Desm.

	Tetraeder												
1. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d =	2,5	x_c =	2,1	y_c =	2,3	x_b =	0,7	y_b =	1,2	z_b =	3,6
	c,d–1,2	x_2 =	1,4	x_1 =	3,4	y_1 =	1,7	x_d =	0,1	y_d = –	0,4	z_d =	2,2
	1,2–3,4	x_4 =	2,1	x_3 =	1,4	y_3 =	1,7	x_2 = –	1,3	y_2 = –	2,0	z_2 =	1,0
	3,4–5,6	x_6 =	5,2	x_5 =	5,1	y_5 =	1,4	x_4 = –	0,4	y_4 = –	0,1	z_4 =	1,7
	5,6–7,8												
	7,8–9,10												
2. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d =	2,4	x_c =	2,6	y_c =	2,5	x_b =	0,6	y_b =	1,9	z_b =	4,0
	c,d–1,2	x_2 =	1,6	x_1 =	3,7	y_1 =	1,5	x_d =	0,1	y_d = –	0,5	z_d =	2,4
	1,2–3,4	x_4 =	2,8	x_3 =	2,7	y_3 =	1,8	x_2 = –	1,5	y_2 = –	2,2	z_2 =	0,5
	3,4–5,6	x_6 =	7,7	x_5 =	7,7	y_5 =	1,7	x_4 = –	0,7	y_4 = –	0,2	z_4 =	1,7
	5,6–7,8												
	7,8–9,10												
3. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d =	2,4	x_c =	2,9	y_c =	2,6	x_b =	0,5	y_b =	2,0	z_b =	4,2
	c,d–1,2	x_2 =	1,6	x_1 =	3,6	y_1 =	1,7	x_d =	0,1	y_d = –	0,6	z_d =	2,5
	1,2–3,4	x_4 =	3,8	x_3 =	3,2	y_3 =	1,8	x_2 = –	1,6	y_2 = –	1,8	z_2 =	0,9
	3,4–5,6	x_6 =	10,0	x_5 =	9,9	y_5 =	1,4	x_4 = –	0,2	y_4 = –	0,08	z_4 =	1,9
	5,6–7,8												
	7,8–9,10												
4. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d =	2,2	x_c =	2,1	y_c =	2,5	x_b =	2,1	y_b =	1,6	z_b =	4,1
	c,d–1,2	x_2 =	1,3	x_1 =	2,7	y_1 =	2,2	x_d =	0,4	y_d = –	0,5	z_d =	2,3
	1,2–3,4	x_4 =	3,8	x_3 =	2,9	y_3 =	2,9	x_2 = –	1,0	y_2 = –	2,2	z_2 =	0,9
	3,4–5,6	x_6 =	9,3	x_5 =	9,9	y_5 =	1,3	x_4 =	0,07	y_4 =	0,05	z_4 =	1,8
	5,6–7,8												
	7,8–9,10	In der Ebene gelegen.											
5. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d =	3,3	x_c =	2,7	y_c =	2,5	x_b =	3,5	y_b =	2,0	z_b =	4,8
	c,d–1,2	x_2 =	1,4	x_1 =	3,9	y_1 = –	0,8	x_d =	1,0	y_d = –	2,3	z_d =	1,2
	1,2–3,4	x_4 =	3,9	x_3 =	2,8	y_3 =	1,7	x_2 = –	1,2	y_2 = –	2,5	z_2 =	0,5
	3,4–5,6	x_6 =	10,2	x_5 =	10,2	y_5 =	1,4	x_4 =	0,1	y_4 =	0,02	z_4 =	2,0
	5,6–7,8												
	7,8–9,10	In der Ebene gelegen.											

Tabelle 5.

Winkel-Tabelle für *Penaeus caramote* Desm.

	Gelenkachsen	Grad	
1. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	106°	1. Thoraxfuß.
	c,d–1,2	85°	
	1,2–3,4	58°	
	3,4–5,6	87°	
	5,6–7,8	—	
	7,8–9,10	—	
2. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	116°	2. Thoraxfuß.
	c,d–1,2	84°	
	1,2–3,4	49°	
	3,4–5,6	81°	
	5,6–7,8	—	
	7,8–9,10	—	
3. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	117°	3. Thoraxfuß.
	c,d–1,2	82°	
	1,2–3,4	62°	
	3,4–5,6	88°	
	5,6–7,8	—	
	7,8–9,10	—	
4. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	108°	4. Thoraxfuß.
	c,d–1,2	84°	
	1,2–3,4	53°	
	3,4–5,6	92°	
	5,6–7,8	—	
	7,8–9,10	—	
5. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	100°	5. Thoraxfuß.
	c,d–1,2	95°	
	1,2–3,4	55°	
	3,4–5,6	91°	
	5,6–7,8	—	
	7,8–9,10	—	

angeführten Formen darstellen. Noch klarer wird die Sache, wenn wir Tabelle 2 und 3 (pag. 82) zu Hilfe nehmen. Von den dort verglichenen Thieren ist *P. membranaceus* 28,7 mm kürzer, und trotzdem sehen wir, dass von seinen Thoraxfüßen der 1. und 4. gleich, der 5. sogar größer, der 2. und 3. hingegen kleiner sind als die entsprechenden Füße von *P. caramote*. Hier ist ihre Gestalt kräftig, dort dünn und schlank. Hier sind die Schwanzfüße nicht wie dort breit, schaufelförmig und ungegliedert, sondern schmal, fein zugespitzt und gegliedert.

2. *Palaemon serratus* Fabric.

Die Arten von *Palaemon*, die sich oft in großen Scharen in der Nähe der felsigen Küsten aufhalten, besitzen ein sehr gut ausgebildetes Bewegungssystem. Die Thiere sind fast vollkommen durchsichtig, von gedrungener Gestalt, jedoch nimmt die Breite des Thorax und der ersten Segmente des Abdomens gegen das Telson hin sehr stark ab, so dass z. B. das 16. Segment noch eine Breite von 13,2 mm hat, während das 19. nur noch 7 mm misst. Die Begrenzungslinie des Cephalothorax stellt eine Curve dar, die an der Basis desselben beginnt und (Fig. 2 im Texte) erst ziemlich gerade nach vorn ver-

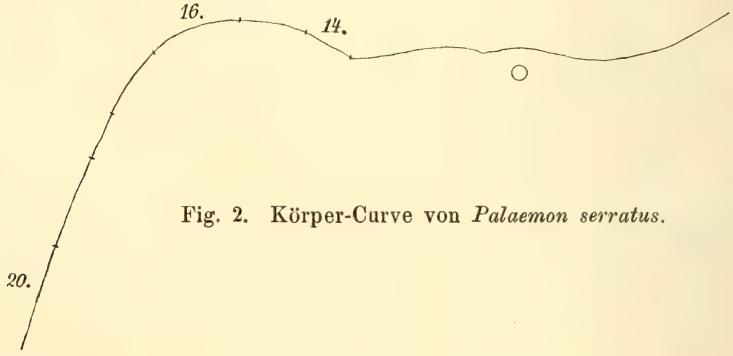


Fig. 2. Körper-Curve von *Palaemon serratus*.

läuft, dann aber unter starker Biegung an der Spitze des mächtigen Rostrums endigt. Eben so beginnt das Abdomen mit einer bis zur Mitte des 17. Segmentes hin schwach ansteigenden Curve, die dann plötzlich sehr stark nach abwärts umbiegt und in dieser Richtung auch bis zum letzten Segmente verläuft. Beide Curven sind beim lebenden Thiere immer deutlich von einander abgesetzt.

Betrachten wir einen anscheinend ruhenden, auf dem Boden sitzenden *Palaemon*, so bemerken wir zunächst, dass er auf seinen

drei letzten Thoraxfußpaaren steht, die so gerichtet sind, dass der 3. Fuß nach vorn, der 4. direct nach der Seite und der 5. nach hinten steht. Das 2. Fußpaar, etwas kräftiger als die besprochenen, und mit einer Schere bewaffnet, ist ebenfalls nach vorn gerichtet. Das 1. Paar ist meist gar nicht sichtbar, doch auf einmal sehen wir, wie es, ebenfalls mit einer Schere bewaffnet, aber im Ganzen viel kleiner als das 2., unter dem Thorax hervorkommt, wie die Scheren nach den Augen hin befördert werden und dort anfangen zu putzen; dann kehren sie wieder zurück, werden zwischen das 3. Kieferfußpaar genommen, schön abgebürstet, und beginnen von Neuem zu reinigen. Die rechte Schere z. B. kann nicht nur das rechte Auge erreichen und putzen, sondern oft sieht man, wie beide Scheren zugleich an einem Auge beschäftigt sind. Ist der Kopf mit seinen Anhängen gereinigt, so kommt, nachdem die Füße um das 5. Gelenk umgeklappt worden sind, die Unterseite des Thorax an die Reihe. Mit Hilfe des 4. Gelenkes werden sodann auch die Schwanzfüße erreicht, jedoch um an die Schwanzflosse zu gelangen, reichen die kurzen Füße nicht mehr aus, sondern dazu muss das Abdomen umgeklappt werden, und es ist ein sehr possirlicher Anblick, wenn der Krebs mit dem eingeklappten Abdomen dasitzt und mit fieberhafter Thätigkeit Reinigung hält, immerfort die Scheren wieder zu den Kieferfüßen bringt und abbürstet. Ist auch hier Ordnung geschafft, so kehrt das 1. Fußpaar in seine Ruhelage zurück, d. h. es wird um das 5. Gelenk umgeklappt und bleibt so unsichtbar unter dem 3. Kieferfußpaar liegen, immer dafür sorgend, dass kein Schmutz in die Kiemenhöhle gelangt, was übrigens schon Fr. Müller (pag. 149) beobachtet hat. Aber auch die anderen Thoraxfüße, besonders das letzte Paar, kann man häufig auf der Rückenseite des Abdomens scheuern sehen; hierzu legen sich die Endglieder beider Füße an einander und reiben hin und her. Alsdann setzt sich *Palaemon* langsam in Bewegung, indem er z. B. den rechten 3. Thoraxfuß möglichst weit nach vorn setzt und den Körper nach dem fixirten Punkte zieht; der folgende 5. Thoraxfuß setzt gerade entgegengesetzt wie der 3. ein, da er einen möglichst nahen Punkt fixirt und den Körper von diesem hinwegschiebt; der jetzt kommende 4. Fuß nimmt eine mittlere Stellung ein: er wirkt als Zieher wie der 1., dient aber zugleich zur Stütze des Ganzen. Auf die Stellungen der Glieder während des Ganges wollen wir nicht näher eingehen, weil sich die ähnlichen Vorgänge abspielen, wie wir sie bei *Astacus* näher aus einander gesetzt haben. Wenn *Palaemon* etwas rascher geht, so

bemerken wir, dass der 3. und 5. Thoraxfuß der einen Seite fast gleichzeitig und mit dem 4. der anderen Seite zur Thätigkeit gelangen; während dieses Momentes dienen die 3 anderen Thoraxfüße als Stützorgane.

Der Gang von *Palaemon serratus* wurde zuerst von Demoor (pag. 479) untersucht; ich kann seine Angaben bestätigen. Jedoch hat er nicht hervorgehoben, dass während des gewöhnlichen Gehens die Abdominalfüße fast ganz in Ruhe sind, dass also die 3 Thoraxfußpaare allein dazu im Stande sind (wenn wir von der Wirkung der ausgebreiteten Schwanzflosse absehen), den Körper vorwärts zu bringen. (Bei *Penaeus* sahen wir, dass die schwingenden Schwanzfüße erst den Gang ermöglichten.) Das 1. Thoraxfußpaar ist während des Ganges gewöhnlich um das 5. Gelenk rechtwinklig gebeugt, direct mit der Schere über der Unterlage schwebend und Alles betastend; das 2. Paar dagegen ist schräg nach vorn gestreckt, immer zum Angriffe bereit. Aber nicht nur auf der horizontalen Fläche geht *Palaemon*, sondern auch an verticalen Flächen klettert er ohne Mühe hinauf, jedoch immer so, dass die Füße nach einander in Thätigkeit sind, in der Ordnung 5, 3, 4; das Adomen spielt dabei, indem es gegen die Unterlage gestemmt wird, als Stützorgan eine wichtige Rolle, so dass der Krebs lange Zeit in dieser schwebenden Stellung verharren kann. Abdomen und Schwanzflosse sind für *Palaemon* noch von folgendem Nutzen. Sucht ein anderer Krebs ihn zu packen, so genügt ein einziger Schwanzschlag, um ihn einen halben Meter weit nach rückwärts zu bringen. Setzen wir dagegen z. B. einen *Penaeus* zu mehreren *Palaemon* hin, so stürzen diese im Augenblicke auf ihn her, fassen ihn an verschiedenen Füßen mit den Scheren des 2. Fußpaares und machen einen kräftigen Schwanzschlag, wodurch natürlich die betreffenden Gliedmaßen abgerissen werden.

Auch in der Gefangenschaft lebt *Palaemon* gesellig; bisweilen sieht man jedoch einen Krebs in einer Ecke ganz allein sitzen, der in fieberhafter Aufregung sich putzt und schabt, jedem anderen, selbst kleineren, ängstlich ausweicht, alle möglichen Körperkrümmungen macht; aber plötzlich wird Thorax und Abdomen vollständig gegen einander gebeugt, die Gelenkhaut zwischen beiden platzt, ein frischer *Palaemon* schlüpft heraus, ein Schwanzschlag und verschwunden ist er, sein altes Kleid zurücklassend.

Palaemon kann also vorwärts, rückwärts und seitwärts gehen, nicht nur auf der horizontalen Fläche, sondern auch an steilen, senkrechten Wänden; beim Klettern, wie bisweilen auch sonst, werden die

3 letzten Thoraxfußpaare von der Schwanzflosse und den Abdominalfüßen unterstützt. Wie er schwimmt, wollen wir jetzt betrachten.

Unter allen Krebsen, die zu schwimmen vermögen, bietet keiner ein so anmuthiges Bild wie *Palaemon* und seine Verwandten. Folgen wir einem in horizontaler Richtung schwimmenden Thiere, so bemerken wir, dass durch die fortwährende Schwingung der Schwanzfüße in der Verticalebene der Körper leicht dahin getragen wird. Das Abdomen ist möglichst gestreckt, und die Ruderflosse vollkommen ausgebreitet. Sobald die Flosse etwas auf der einen Seite eingeklappt wird, dreht sich der Körper nach der anderen Seite, die geringste Bewegung der Ruderflosse (mit den 3 letzten Segmenten) nach unten bewirkt ein Steigen nach oben, die entgegengesetzte Bewegung veranlasst ein Schwimmen nach unten. So haben wir ein fortwährend wechselndes Spiel vor uns, eine Reihe der elegantesten und sichersten Bewegungen. Während des Schwimmens sind die Thoraxfüße einfach um das 5. Gelenk ungefähr um 90° umgeklappt.

Sehen wir uns zunächst die Thoraxfüße an. Im Gegensatze zu den Penaeiden finden wir hier nur 2 Fußpaare mit Scheren bewaffnet, und außerdem besteht noch in der Lage des beweglichen Scherengliedes ein Unterschied: bei *Penaeus* und Verwandten ist das bewegliche Glied dem Körper zugewandt, bei *Palaemon* dagegen abgewandt, ein Unterschied, auf den auch Boas (1 pag. 47) aufmerksam macht. Diese Verschiedenheit lässt sich leicht aus der Funktion deuten: wir wissen, dass die Penaeiden als Grabkrebse mit ihren Scheren den Sand unter dem Körper nach außen schaffen, also immer nach innen zu greifen, *Palaemon* dagegen benutzt sie im entgegengesetzten Sinne, denn er sucht möglichst weite Gegenstände damit zu ergreifen, um sie dem Körper zu nähern. Von diesen beiden Scherenfußpaaren des *Palaemon* können wir nach ihrer speciellen Function das 1. als Putzfüße und das 2. als Raubfüße bezeichnen, während die übrigen Gehfüße sind. Diese 3 letzten zum Gehen gebrauchten Thoraxfüße haben, wie sich aus Tabelle 7 (unten pag. 94) ergiebt, fast die gleiche Länge, einen kleinen Unterschied zeigt nur der 3. Fuß, der ein bischen kürzer ist, als die beiden anderen. Der Gleichheit der Gesammtlängen entspricht auch im Ganzen die der einzelnen Glieder. Die Bemerkung von Boas (1 pag. 47): »3. Led er vel udviklet« ist gar nicht berechtigt, denn wenn wir die *Penaeus*-Tabelle 2 (oben pag. 82) betrachten, so finden wir, dass dieses Glied dort ganz ähnlich ist wie bei *Palaemon*. Aber das 6. Glied ist hier sehr stark entwickelt. Setzen wir z. B. einen *Palaemon* auf unseren

Finger, so vermag er sich sehr fest zu halten und fällt selbst dann nicht ab, wenn wir den Finger frei halten und ihn schweben lassen. Das Endglied hat nämlich eine besondere Klaue, die für den auf glatten Felswänden kletternden Krebs sehr wichtig ist; die Kraft, um die Klauen einzuhaken, liefert das stark entwickelte 6. Glied.

Wie die directe Beobachtung ergiebt, bilden das 2. u. 3. Thoraxfußpaar, die als Zieher wirken, mit der Symmetrie-Ebene einen spitzen Winkel, und außerdem sind die Kniegelenke (5. Gelenk) nach vorn gerichtet (mithin das ganze Bein); ähnlich verhält sich im ersten Punkte das letzte Paar, aber sein Knie ist nach hinten gerichtet; diese Verhältnisse werden wieder sehr deutlich durch die Tabelle 9 (unten pag. 95) illustrirt. Beim 3. und 4. Thoraxfuße bilden die 5., 6. und 7. Gelenkachse Winkel von 89°, 80° und 77° mit einander, beim 5. Thoraxfuße dagegen solche von 61° und 87°. Ganz eigenthümlich ist die Lage der 4. Gelenkachse. Während sie sonst immer mit der 3. einen kleinen Winkel bildet, steht sie hier fast in einem rechten dazu, dagegen läuft sie der 5. parallel, so jedoch, dass die Excursionsrichtung entgegengesetzt ist.

Aus dem Baue der Körpergelenke geht Folgendes hervor. Die 3 letzten Thoraxfüße sind auf die gleiche, sonst immer nur für den 5. Fuß allein charakteristische Weise mit dem Körper verbunden: das 1. Glied läuft bei dem äußeren Gelenkpunkte *b* in einen schmalen Fortsatz aus, der an seinem Endpunkte fest mit dem inneren Skelette verbunden ist. Innere wie äußere Körpergelenkpunkte liegen nahezu in derselben Ebene, und die Körpergelenkachsen bilden so (eingeschlossen auch die der beiden ersten Thoraxfüße) mit der Symmetrie-Ebene spitze ähnliche Winkel. Wie bei *Penaeus* gilt auch hier wiederum, dass die Verwachsung der Thoraxsegmente von vorn nach hinten zunimmt: zwischen den vorderen Segmenten ist noch eine wahrnehmbare Gelenkhaut vorhanden, während die hinteren Segmente fest mit einander verbunden sind.

Das 6. Gelenk ist im Principe ähnlich wie bei *Astacus* gebaut, d. h. mit beiderseitiger Flächenführung, bei dem 7. Gelenkpunkte ist die Verbindung noch nicht ganz ausgebildet. Die Anatomie des Gelenkes lehrt uns, dass die Vorfahren von *Palaemon* noch parallele Gelenkachsen gehabt haben müssen, wie die Penaeiden, denn wir finden außer dem Strecker und dem Beuger noch einen kleinen dritten Muskel mit Sehne (Taf. 5 Fig. 27), der das 6. Glied in der zur vorhergehenden parallelen Excursionsebene bewegen würde. Haupt-Excursionsebene ist jedoch die andere, in deren Richtung auch

Balken entwickelt sind (Taf. 5 Fig. 26 *a* und *b*), womit jeder Zweifel ausgeschlossen ist. Auch auf Schnitten durch das 5. Glied überzeugte ich mich von dem Vorhandensein der 3 Muskeln.

Außerdem möchte ich nur ganz kurz auf folgende histologischen Befunde hinweisen. Auf jedem Schnitte durch irgend ein Glied sieht man Strecker und Beuger durch eine ziemlich starke Scheidewand von einander getrennt (Taf. 5 Fig. 24), die dadurch zu Stande kommt, dass an den betreffenden Stellen die langen spindelförmigen Hypodermiszellen bindegewebige Fasern aussenden (Taf. 4 Fig. 7), so dass das ganze Glied in 2 Kammern geschieden wird. Außer dieser Hauptscheidewand sind natürlich noch die vorhanden, welche die Blutbahnen regeln, und die auch schon bei anderen Crustaceen (z. B. den Amphipoden von Claus, **2** pag. 40) beschrieben worden sind. Auf Taf. 4 Fig. 8 ist ferner veranschaulicht, wie die Muskelzellen sich direct an die Hypodermiszellen ansetzen, während Fig. 9 eine in Entwicklung begriffene Sehne (der *Palaemon* war frisch gehäutet) zeigt; den Hauptbestandtheil bilden Protoplasma mit Kern, während die später chitinöse Substanz noch die Form eines Maschenwerkes besitzt; direct an diese Bildungszellen stößt die Muskulatur an.

Kommen wir wieder auf das 6. Gelenk zurück, so ist jedenfalls nicht richtig, wenn Boas (**1**, pag. 47) sagt: »Ledföjningen 5.—6. forholder sig paa alle Thoraxfödderne omtrent paa samme Maade som hos Penäerne: Bevägelsen er ikke ganske bestemt; der findes kun ét fast Punkt.« Denn betrachten wir z. B. dieselbe Gelenkverbindung beim 2. Thoraxfuße, so finden wir, dass das 6. Glied fast ganz vom 5. abgeschnürt ist, und dass beim lebenden Thiere die Bewegung fast ungehindert nach allen Richtungen des Raumes hin stattfinden kann. Die genauere Anatomie dieses Gelenkes zeigt, dass ein Zapfen entwickelt ist (Taf. 5 Fig. 26 *c*), der uns hiermit auf die Hauptexcursionsebene hinweist, die dann parallel der des 5. Gelenkes wäre; senkrecht dazu greifen Strecker und Beuger an.

Im Übrigen sind die durch die verschiedene Function bedingten Merkmale scharf ausgeprägt. Das 4. Glied des 2. Thoraxfußes hat hier nicht die wichtige Function wie früher beim Gehen; es ist daher bedeutend kleiner geworden, während die übrigen Glieder, da sie Ähnliches zu leisten haben, fast gleich groß sind. — Wieder andere Verhältnisse treffen wir beim 1. Thoraxfuß, dem Putzfuße, an. Hier ist ein Hauptgelenk das 6., das den Putzapparat bewegt, daher die starke Entwicklung des vorhergehenden 5. Gliedes. Das 2. und 3. Glied sind nach der einen Seite stark plattgedrückt und verbreitert,

es kommt zur Bildung eines scharfkantigen Randes (Taf. 1 Fig. 5 *a*), der Borsten trägt. Diese verbreiterten Glieder nehmen die Schere nach jedem Gebrauche auf, und die Borsten dienen als Bürste.

Nach Tabelle 9 (unten pag. 95) ist die 4. Gelenkachse der 5. parallel, jedoch sind die Excursionsebenen nicht gleich, sondern entgegengesetzt gerichtet, ergänzen sich also. Dieses Lageverhältnis allein ermöglicht es dem Scherengliede z. B. das Abdomen zu erreichen. Ferner ist gerade hier wieder recht deutlich die hohe Bedeutung der Nebengelenke (3. u. 4. [6.]) ersichtlich: gerade diese Gelenke erlauben durch ihre beträchtlichen Ausschlagwinkel einen so großen Bewegungsumfang, wie er für einen Putzfuß erforderlich ist.

Wir haben uns davon überzeugt, dass *Palaemon* ein sehr guter Schwimmer ist. Nur einige Betrachtungen möchte ich noch kurz über diese Bewegungsweise ausführen. Beobachtet man in einem Aquarium einen schwimmenden Fisch und einen schwimmenden *Palaemon*, so erscheint Jedem die Frage nach dem Wie und Womit bei *Palaemon* leicht, da man direct den ganzen Bewegungsapparat arbeiten sieht, während beim Fische die Beantwortung der Fragen schwer wird. Denn der schnell durch das Wasser dahin jagende Fischkörper erscheint uns immer als Ganzes, wir können den ständig wechselnden Formveränderungen kaum folgen und uns keine Rechenschaft über die fortwährenden räumlichen Verschiebungen seiner einzelnen Theile geben. Strasser stellte sich die Aufgabe (pag. 122), die Bewegungen der Wasserthiere und speciell der Fische, so weit sie durch Biegungen der ganzen Körperachse oder saum- und flossenartiger Anhänge des Körpers vermittelt werden, zu analysiren und das Gemeinschaftliche dieser Bewegungsformen festzustellen. Er erkannte, dass die Theorie von Borelli, der den Vergleich mit Schiff und Steuerruder anwandte, keinen genügenden Einblick in den Mechanismus der Bewegungsform gestattete, »weil ja alle Theile der Körperlänge mehr oder weniger an den Krümmungen des Körpers Theil nehmen«. Durch theoretische Betrachtungen wie wirkliche Beobachtungen kam Strasser zu dem Resultate, dass selbst den plumpsten Formen das »Princip der Schlängelung« zu Grunde liegt, das noch in besonders typischer Weise bei den langgestreckten, aalförmigen Fischen klar und ungetrübt zu Tage tritt.

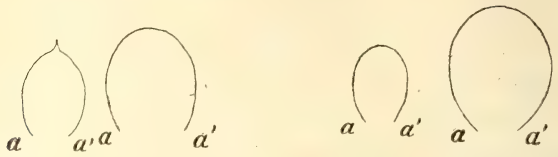
Die directe Beobachtung lehrt, dass der Decapodenkörper im Gegensatze zu dem Fischkörper, allein durch Ruder bewegt wird. Schon in der Körperanlage sind Fisch und *Palaemon* principiell verschieden. Hier haben wir keinen regelmäßig gegliederten Mechanis-

mus vor uns, sondern einen, der in einen vorderen, ungegliederten, unbeweglichen (Cephalothorax) und einen hinteren, gegliederten, beweglichen (Abdomen) Abschnitt zerfällt.

Letzterer allein ist der Träger der Schwimmapparate, der Ruder. Seine Gliederung lässt keine freie Beweglichkeit zu, wie bei den Fischen, sondern ist auf Bewegungen in einer Ebene beschränkt, da alle Segmente durch Charniergelenke mit parallelen Achsen mit einander verbunden sind. Bei *Palaemon* sind diese Segmente weder gleich lang, breit und hoch, noch gleich beweglich. Denn für eine rasche und andauernde Bewegung ist es von großem Vortheile, wenn die Beweglichkeit der Segmente nach hinten zunimmt. Ferner wird der locomotorische Effect dadurch erhöht, dass sich die beweglicheren letzten Glieder möglichst verjüngen und zugleich länger werden. So ist z. B. die Wirkung der Schwanzflosse ungleich größer, wenn die vorangehenden Glieder schmal sind, weil durch die Gestalt der Glieder dem Wasser nur wenig Widerstand geboten wird, daher wenig Kraft von der von dem Schwanzschlag ausgeübten verloren geht, so dass fast Alles dem Körper selbst zu Gute kommt. Von ganz principieller Bedeutung ist ferner die Form der Körpercurve; wie früher hervorgehoben, setzt sich die Curve des Cephalothorax ziemlich scharf gegen die des Abdomens ab, für letztere ist sehr charakteristisch das scharfe Abbiegen von der Mitte des 16. Segmentes ab (vgl. oben pag. 84 Fig. 2). Wenn auch das Abdomen in die extremste Strecklage kommt, so erreicht der Endpunkt der Curve doch lange nicht die Höhe des 16. Segmentes. Diese eigenthümliche Krümmung des Abdomens setzt den Körperwiderstand sehr herab, dadurch, dass z. B. Wellen, die in der Richtung des schwimmenden Krebses kommen, fast ganz von den hinteren Segmenten abgehalten werden, so dass kein oder wenig Kraft verloren geht. Der Körper von *Palaemon* ist nicht nur sehr stark seitlich zusammengedrückt, sondern auch die Pleuren kommen beiderseits so nah wie möglich zusammen (Fig. 3 im Texte), beim vorletzten Segmente sind sie sogar vollkommen verschmolzen, und bilden einen einheitlichen Körper. Der große Nutzen hiervon ist leicht zu erkennen: die ganze Ventralseite wirkt als Kiel und durchschneidet, je schärfer der Kielrand ist, desto leichter das Wasser.

Die wichtigsten Locomotionsorgane für den vorwärts schwimmenden *Palaemon* sind die Schwanz- oder Abdominalfüße, die als Ruder funktioniren; sie schwingen (bei normaler Stellung) in der Verticalebene hin und her. Sobald sie sich zu bewegen beginnen, wird der Krebskörper, der ja specifisch schwerer ist als das Wasser.

von dem Boden aufgehoben und schwebend vorwärts gebracht. Dabei werden alle Bewegungen von der Schwanzflosse mit den letzten Segmenten geregelt und geleitet. Dass diese jedoch für das Vorwärtsschwimmen entbehrlich ist, beweisen Versuche an Thieren mit



18. Seg. 15. Seg. 18. Seg. 15. Seg.

Penaeus caramote. *Palaemon serratus.*

Fig. 3. Lage der Pleuren *a—a'* bei *Penaeus* und *Palaemon.*

abgeschnittener Schwanzflosse. Es zeigte sich hierbei, dass das Schwimmen noch vollkommen möglich ist, und dass das vorletzte lange Segment allein als Steuer funktionirt. Schneiden wir dagegen bei einem anderen *Palaemon* die Abdominalfüße ab, so finden wir, dass er nicht mehr nach vorwärts schwimmen kann, sondern nur durch einen Ruderschlag der Schwanzflosse von der Unterlage entfernt und so weit im Wasser schwebend rückwärts weiter befördert wird, wie die Wirkung jener Kraftäußerung andauert, um dann wieder auf den Boden zu sinken.

Die Ruder- oder Schwanzflosse besteht aus dem letzten verbreiterten Paar Schwanzfüße und dem 20. Körpersegmente. Das Basalglied, Protopodit, dieses Schwanzfußpaares ist an dem vorletzten Segmente so eingelenkt, dass die Anhänge fast in der Verticalebene bewegt werden; Exo- und Endopodit selbst sind in der dazu senkrechten Ebene am Protopoditen eingelenkt, so dass die Ruder (oder Steuer) sowohl horizontal wie vertical schwingen, demnach die mannigfachsten Wirkungen durch die verschiedenen Stellungen erzielt werden können. Der Exopodit ist aber keine einheitliche Platte, sondern durch eine gebogene Naht unterbrochen, beweglich kann man die Verbindung kaum nennen; die Muskulatur ist dürftig. Schon die eigenthümlich gebogene Drehachse (Taf. 4 Fig. 6) spricht gegen eine gute Beweglichkeit, wie wir sie z. B. bei *Homarus* finden, wo die Achse eine gerade Linie darstellt. Betrachten wir einen Exopoditen bei schwacher Vergrößerung, so finden wir, dass der Rand einen Borstensaum trägt; jede einzelne Borste, die wieder seitlich beiderseits feine Härchen besitzt, ist in ihrem unteren Theile ungegliedert, im oberen gegliedert. Die Borsten können nur passiv bewegt werden.

Der Exopodit selbst stellt eine leicht gebogene Platte dar, die in der Mitte etwas höher ist und nach den Seiten hin allmählich flacher wird. Unter der ziemlich derben Cuticula (Taf. 4 Fig. 12) liegen die Hypodermiszellen; es ist interessant zu sehen, dass sie in gewissen Abständen Fasern ausgeschieden haben, welche die beiden Seiten (oben und unten) mit einander verbinden, dass ferner diese so hergestellten Brücken in der Mitte der Platte am mächtigsten sind, während zu beiden Seiten eine geringere Zahl von Zellen daran Theil nehmen, mehr wieder gegen den Rand hin. Wir wissen, welche große Anforderungen an die Platte gestellt werden: große Festigkeit und hohe Elasticität müssen in gleicher Weise vorhanden sein. Die derbe Cuticula erfüllt die erste Bedingung, die andere die vorzügliche Vertheilung der Pfeiler, die ganz nach den verschiedenen Druckbedingungen angebracht sind, und deren Material kein weniger elastisches Chitin, sondern elastisches und dabei hinreichend festes Bindegewebe ist.

Wir haben also gezeigt, dass *Palaemon* mit Hilfe der Schwanzfüße als Ruder und der Schwanzflosse als Steuer vorwärts und mit Hilfe der Schwanzflosse (unterstützt von den letzten Segmenten) als Ruder und Steuer rückwärts schwimmen kann. Von diesen beiden Bewegungsarten ist das Schwimmen nach vorwärts die am höchsten ausgebildete und vollkommenere und steht dem eleganten und graciösen Schwimmen der Fische am nächsten. Es ist aber nur dann möglich, wenn alle jene Eigenschaften, die wir im Bau des Körpers (besonders des Abdomens) von *Palaemon* antrafen, wohl ausgebildet sind. Sobald der Gesammt-Habitus plumper wird, die einzelnen Abdominalsegmente in Länge, Höhe, Breite und Beweglichkeit einander gleichartig werden, und die Pleuren, statt sich zu nähern, aus einander weichen (so bei *Homarus*, *Astacus*, *Palinurus*) geht die Fähigkeit des Vorwärts-Schwimmens verloren, wenn auch die Abdominalfüße noch wohl ausgebildet sind. — Das Rückwärts-Schwimmen dagegen ist nur an die Gegenwart der Schwanzflosse gebunden. Es ist in keiner Weise wie das Vorwärts-Schwimmen eine normale Bewegungsart, sondern wird, wie man überall beobachten kann, nur als Fluchtmittel bei drohender Gefahr oder dergleichen ausgeübt. Es ist keine regelmäßige, durch rhythmische Ruderschläge hervorgebrachte Locomotionsart, sondern beruht meist auf einem oder selten auf mehreren kräftigen Schwanzschlägen, die den Körper nach rückwärts schnellen.

Tabelle 6.

Wirkliche Maße in mm für *Palaemon serratus* Fabric.

Tetraëder-Seiten	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
a,*b*	2,1	2,8	2,5	2,5	3,0
a,*c*	2,4	2,4	2,0	1,9	1,8
a,*d*	2,2	2,6	2,4	2,4	2,2
b,*c*	2,8	3,7	3,4	3,5	3,5
b,*d*	3,1	3,8	3,5	3,7	3,6
c,*d*	2,1	2,2	1,7	1,7	1,7
c,1	3,7	3,9	3,0	2,8	2,8
c,2	2,6	2,7	1,3	1,3	1,3
d,1	2,7	3,1	3,0	2,8	2,7
d,2	0,9	1,7	1,8	1,2	1,4
1,2	1,9	1,9	1,8	1,9	1,8
1,3	3,2	5,7	3,6	3,7	3,7
1,4	4,9	6,4	3,4	3,5	3,3
2,3	3,1	7,2	4,9	5,2	5,0
2,4	4,7	7,9	4,7	5,1	4,7
3,4	1,0	1,3	1,1	1,2	1,2
3,5	7,6	9,3	10,3	11,3	10,7
3,6	7,5	9,2	10,2	11,2	10,6
4,5	7,7	8,7	10,5	11,5	11,0
4,6	7,6	8,6	10,6	11,7	11,2
5,6	1,0	1,4	1,3	1,3	1,3
5,7			5,2	6,0	6,9
5,8	8,6	7,6	5,7	6,6	7,6
6,7			5,1	5,9	6,9
6,8			5,6	6,5	7,5
7,8			1,1	1,1	1,2
7,9			9,7	12,0	11,8
7,10			9,8	12,1	11,9
8,9	2,4	7,2	9,1	11,4	11,2
8,10			9,2	11,5	11,3
9,10			0,6	0,6	0,6
9,11			2,7	3,1	3,0
9,12	2,7	7,2	2,7	3,1	3,0
10,11					
10,12					

Tabelle 7.

Mittlere Längenwerthe der einzelnen Beinglieder für *Palaemon serratus* Fabric.

Glieder	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
	mm	mm	mm	mm	mm
1.	2,7	3,1	2,7	2,8	2,7
2.	2,3	2,8	2,4	2,0	1,5
3.	3,9	6,8	4,1	4,4	4,2
4.	7,6	8,9	10,4	11,5	10,9
5.	8,6	7,6	5,4	6,2	7,0
6.	2,4	7,2	9,4	11,7	11,4
7.	2,7	7,2	2,7	3,1	3,0
1.—7.	30,2	43,6	37,1	41,7	40,7

Tabelle 8.

Koordinaten-Tabelle für *Palaemon serratus* Fabric.

	Tetraëder												
1. Thoraxfuß.	$a,b-c,d$	$x_d =$ 2,2	$x_c =$ 1,4	$y_c =$ 1,9	$x_b = -$ 0,08	$y_b =$ 0,6	$z_b =$ 2,0
	$c,d-1,2$	$x_2 =$ 2,6	$x_1 =$ 3,2	$y_1 =$ 1,8	$x_d =$ 2,0	$y_d = -$ 0,6	$z_d =$ 0,2
	$1,2-3,4$	$x_4 =$ 4,9	$x_3 =$ 3,3	$y_3 = -$ 0,8	$x_2 =$ 0,5	$y_2 = -$ 1,1	$z_2 =$ 1,4
	$3,4-5,6$	In der Ebene gelegen.					
	$5,6-7,8$						
	$7,8-9,10$						
2. Thoraxfuß.	$a,b-c,d$	$x_d =$ 2,6	$x_c =$ 1,4	$y_c =$ 1,9	$x_b =$ 0,03	$y_b = -$ 0,07	$z_b =$ 2,8
	$c,d-1,2$	$x_2 =$ 2,7	$x_1 =$ 3,5	$y_1 =$ 1,7	$x_d =$ 1,7	$y_d = -$ 0,4	$z_d =$ 1,3
	$1,2-3,4$	$x_4 =$ 6,4	$x_3 =$ 5,6	$y_3 =$ 1,0	$x_2 = -$ 1,3	$y_2 = -$ 0,6	$z_2 =$ 1,2
	$3,4-5,6$	$x_6 =$ 9,2	$x_5 =$ 9,2	$y_5 =$ 1,3	$x_4 =$ 0,6	$y_4 =$ 0,04	$z_4 =$ 1,1
	$5,6-7,8$						
	$7,8-9,10$						
3. Thoraxfuß.	$a,b-c,d$	$x_d =$ 2,4	$x_c =$ 1,4	$y_c =$ 1,4	$x_b = -$ 0,05	$y_b = -$ 0,4	$z_b =$ 2,4
	$c,d-1,2$	$x_2 =$ 1,3	$x_1 =$ 2,8	$y_1 =$ 1,0	$x_d =$ 0,5	$y_d =$ 0,04	$z_d =$ 1,6
	$1,2-3,4$	$x_4 =$ 3,4	$x_3 =$ 3,4	$y_3 =$ 1,2	$x_2 = -$ 1,0	$y_2 = -$ 0,5	$z_2 =$ 1,3
	$3,4-5,6$	In der Ebene gelegen.					
	$5,6-7,8$	$x_8 =$ 5,7	$x_7 =$ 5,1	$y_7 =$ 1,0	$x_6 =$ 0,2	$y_6 =$ 0,1	$z_6 =$ 1,2
	$7,8-9,10$	$x_{10} =$ 9,8	$x_9 =$ 9,6	$y_9 =$ 1,4	$x_8 =$ 0,6	$y_8 =$ 0,08	$z_8 =$ 0,9
4. Thoraxfuß.	$a,b-c,d$	$x_d =$ 2,4	$x_c =$ 1,3	$y_c =$ 1,4	$x_b = -$ 0,3	$y_b = -$ 0,5	$z_b =$ 2,4
	$c,d-1,2$	$x_2 =$ 1,3	$x_1 =$ 2,3	$y_1 =$ 1,6	$x_d =$ 1,1	$y_d = -$ 0,6	$z_d =$ 1,1
	$1,2-3,4$	$x_4 =$ 3,5	$x_3 =$ 3,5	$y_3 =$ 1,2	$x_2 = -$ 1,4	$y_2 =$ 0,02	$z_2 =$ 1,4
	$3,4-5,6$	In der Ebene gelegen.					
	$5,6-7,8$	$x_8 =$ 6,6	$x_7 =$ 5,9	$y_7 =$ 1,1	$x_6 =$ 0,2	$y_6 =$ 0,1	$z_6 =$ 1,3
	$7,8-9,10$	$x_{10} =$ 12,1	$x_9 =$ 11,9	$y_9 =$ 1,5	$x_8 =$ 0,6	$y_8 =$ 0,04	$z_8 =$ 0,9
5. Thoraxfuß.	$a,b-c,d$	$x_d =$ 2,2	$x_c =$ 1,1	$y_c =$ 1,4	$x_b =$ 0,2	$y_b = -$ 0,1	$z_b =$ 2,9
	$c,d-1,2$	$x_2 =$ 1,3	$x_1 =$ 2,4	$y_1 =$ 1,4	$x_d =$ 1,0	$y_d = -$ 0,5	$z_d =$ 1,3
	$1,2-3,4$	$x_4 =$ 3,3	$x_3 =$ 3,5	$y_3 =$ 1,2	$x_2 = -$ 1,2	$y_2 =$ 0,1	$z_2 =$ 1,3
	$3,4-5,6$	In der Ebene gelegen.					
	$5,6-7,8$	$x_8 =$ 7,6	$x_7 =$ 6,8	$y_7 =$ 1,1	$x_6 =$ 0,2	$y_6 = -$ 0,5	$z_6 =$ 1,0
	$7,8-9,10$	$x_{10} =$ 11,9	$x_9 =$ 11,7	$y_9 =$ 1,5	$x_8 =$ 0,6	$y_8 =$ 0,06	$z_8 =$ 1,0

Tabelle 9.

Winkel-Tabelle für *Palaemon serratus* Fabric.

	Gelenkachsen	Grad	
1. Thoraxfuß.	$a,b-c,d$	107°	
	$c,d-1,2$	92°	
	$1,2-3,4$	89°	
	$3,4-5,6$	0°†	
	$5,6-7,8$	—	
	$7,8-9,10$	—	
2. Thoraxfuß.	$a,b-c,d$	89°	
	$c,d-1,2$	99°	
	$1,2-3,4$	100°	
	$3,4-5,6$	92°	
	$5,6-7,8$	—	
	$7,8-9,10$	—	
3. Thoraxfuß.	$a,b-c,d$	88°	
	$c,d-1,2$	104°	
	$1,2-3,4$	80°	
	$3,4-5,6$	0°*	
	$5,6-7,8$	89°	
	$7,8-9,10$	80°	
4. Thoraxfuß.	$a,b-c,d$	84°	
	$c,d-1,2$	94°	
	$1,2-3,4$	91°	
	$3,4-5,6$	0°*	
	$5,6-7,8$	89°	
	$7,8-9,10$	77°	
5. Thoraxfuß.	$a,b-c,d$	84°	
	$c,d-1,2$	97°	
	$1,2-3,4$	87°	
	$3,4-5,6$	0°*	
	$5,6-7,8$	61°	
	$7,8-9,10$	87°	

† Parallel Excursionsrichtung gleich.

* Parallel aber Excursionsrichtg. entgegengesetzt

3. *Leucifer typus* M. Edw. und *Sergestes* M. Edw.

Leucifer, ein pelagisch lebender Vertreter der Decapoden, hat einen äußerst comprimirten schlanken Körper, der eine Begrenzungscurve bildet, ganz ähnlich der bei *Paleamon* beschriebenen; auch hier zeichnet sich das vorletzte Segment besonders durch seine Größe aus (Taf. 5 Fig. 22); die Ränder der Pleuren schließen sich ebenfalls, so dass ein scharfkantiger Kiel zu Stande kommt. Beobachtet man einen schwimmenden *Leucifer*, so kann man auch hier wiederum wahrnehmen, dass nur die 3 letzten Abdominalsegmente an der Bewegung Theil nehmen. Die Schwanzflosse ist ein Locomotionsapparat 2. Ordnung. Bei *Palaemon* sahen wir, dass um die gebogene Gelenkachse des Exopoditen des letzten Schwanzfußpaares nur eine geringe Beweglichkeit zugelassen wurde, hier fehlt jede Gliederung, außerdem ist der Unterschied in der Größe von Exo- und Endopodit so stark, dass an eine einheitliche Wirkungsweise nicht mehr zu denken ist; die Schwanzflosse ist meist ganz gespreizt, und ihre Theile sind als Steuer wirksam, nur wenig kommt ihre Bedeutung als Ruderorgan zur Rückwärtsbewegung in Betracht. Die Schwanzfüße, die Hauptbewegungsorgane, sind natürlich vorzüglich ausgebildet.

Über die Thoraxfüße, von denen, wie bekannt, die beiden letzten Paare fehlen, ist erstens zu erwähnen, dass die Excursionsebenen sämmtlicher Glieder vom 3. Gelenke ab in eine Ebene fallen, da die betreffenden Gelenkachsen unter sich parallel sind, und zweitens, dass die Gesammtexcursionsebene nach vorn (kopfwärts) gerichtet ist. Die letzte Eigenschaft findet sich bei keiner einzigen erwachsenen Form unter allen Decapoden wieder, ist dagegen für die Gliedmaßen in gewissen Larvenstadien charakteristisch: *Leucifer* ist also in Bezug auf die Bewegungsrichtung um die einzelnen Drehachsen auf einem embryonalen Stadium stehen geblieben.

In der That ist es schwer, den Zweck dieser Einrichtung zu deuten. Denn für die Vorwärtsbewegung sind, wenn eine Unterstützung der Schwanzfüße überhaupt in Betracht käme, die Thoraxfüße gerade hinderlich durch ihre Excursionsrichtung; sie könnten nur für das Rückwärts-Schwimmen wirksam werden. In Wirklichkeit geschieht dies, sobald es vorkommt, nur mit Hilfe der Schwanzflosse.

Die Anzahl der Thoraxfußglieder ist von allen Autoren mit

Milne Edwards (1) beginnend bis zur letzten Arbeit von Cano falsch abgebildet worden, obwohl gerade der letzte Autor diesen Punkt schon desshalb hätte näher berücksichtigen sollen, weil er die Frage über die bisher unterschiedenen Species lösen wollte, und weil von Boas (1, pag. 38) angeführt wird: »I. og II. Par Thoraxfödder bliver saaledes 6-leddede, III. Par 7-leddet.« Nach meinen Beobachtungen am lebenden Thiere, sowie nach Präparaten unterliegt es keinem Zweifel, dass der 3. Thoraxfuß (Taf. 4 Fig. 10) sechsgliederig, der 2. und 1. fünfgliederig sind, gegen die bisherige Annahme von 7 resp. 6 und 6 resp. 4 Gliedern. Die beiden ersten Glieder sind sehr klein, die folgenden lang. Bei der Frage, welches Gelenk dem 3. Thoraxfuße fehlt, kann nur das 4. in Betracht kommen, so dass das 3. Glied als 3. + 4. aufzufassen wäre.

Den Übergang zu den übrigen Decapoden bildet *Sergestes*, die einzige hier zu behandelnde Form, die ich nicht selbst untersuchen konnte, sondern aus der Arbeit von H. Kröyer (1) kenne. Vieles ist ähnlich wie bei *Leucifer*, die Thoraxfüße jedoch sind siebengliederig, und was sehr wichtig ist, die Gesammtexcursionsebene ist nach hinten gerichtet, oder wenn wir die Richtung des 5. Gelenkes, des Kniegelenkes, angeben wollen, haben wir zu sagen: das Knie ist nach vorn gekehrt wie bei allen anderen Decapoden. Auch hier sind die 5., 6. und 7. Gelenkachse unter einander parallel.

4. Zur Lebensweise von *Nika edulis* Risso.

Im Golfe von Neapel lebt *Nika* in einer Tiefe von ungefähr 3—20 m zwischen Posidonien, aber nicht frei, sondern eingegraben im Sande, was Thompson schon beobachtete. Über die Art und Weise, wie *Nika* sich eingräbt, möchte ich noch Einiges hinzufügen. Freiwillig verlässt sie erst am Abende ihr Versteck; holt man sie am Tage daraus hervor, so gräbt sie sich sofort wieder ein, wobei in erster Linie die sehr kräftig entwickelten dritten Kieferfüße thätig sind, indem sie den Sand von hinten nach vorn schaufeln, während das 1. Thoraxfußpaar in der entgegengesetzten Richtung arbeitet, so dass ein Loch zu Stande kommt. An dieser Arbeit nehmen die übrigen Thoraxfüße und die Abdominalanhänge fast keinen Antheil. Ist das Grab groß genug, so begiebt sich *Nika* kopfvor hinein, immer weiter grabend, bis sie vollständig oder bis auf das Telson verschwunden ist. Das Hautskelett von *Nika* ist verhältnismäßig weich, aber der Druck, der

auf ein einige Centimeter tief eingegrabenes Thier in Betracht kommt, ist doch so groß, dass der Panzer sehr zusammengedrückt würde, was für die Athmung doch nachtheilig wäre. Bei genauer Beobachtung kann man aber sehen, dass der Sand, der weggeschaufelt wird, sich zu kleinen und größeren Klümpchen zusammenballt, wodurch verhindert wird, dass er die kleine Höhle immer wieder zuschüttet, und zugleich entsteht so zwischen dem eingegrabenen Thier und dem Sande ein kleiner Zwischenraum. Unter dem Mikroskope, sowie schon mit dem bloßen Auge lässt sich constatiren, dass die Steinchen von dünnen, zähen Schleimfäden umsponnen sind, die während des Grabens aus dem Munde fließen und von den Thoraxfüßen unter den Sand gemischt werden. Diese Art und Weise zu graben, unterscheidet sich also vollständig von der bei *Penaeus* kennen gelernten (s. oben pag. 75), indem Grabwerkzeuge, Grabart und Grab selbst anders sind.

5. Über das Vorkommen secundärer aber echter beweglicher Gliederung bei *Lysmata*, *Nika*, *Pandalus*, *Alpheus*, *Hippolyte* und von passiver Gliederung bei *Stenopus*.

Die Thatsache, dass der zweite Thoraxfuß bei den oben zuerst erwähnten Decapoden sich in seiner Form ganz anders verhält als die übrigen Thoraxfüße, ist schon von den ersten Autoren, wie z. B. Risso (**1**) festgestellt worden. Er ist meist bei dem lebenden Thiere unsichtbar, da er um das 5. Gelenk ventralwärts umgeklappt ist.

Betrachten wir ihn bei *Lysmata seticaudata* Risso etwas näher, so finden wir, dass er (Taf. 4 Fig. 17 *b*) aus 2 kleinen Basalgliedern besteht; das 3. und 4. Glied sind etwas größer und gleich lang, daran schließt sich das 5., so lang wie die beiden vorhergehenden zusammen, und den Abschluss bildet eine kleine Schere. Die 3 Hauptglieder, das 3.—5., zeigen die Eigenthümlichkeit, dass sie, wie der flüchtige Anblick lehrt, geringelt sind, und zwar besitzt das 3. Glied in seinem distalen Abschnitte 4 Ringel, während die beiden anderen Glieder durchaus solche tragen, so, dass immer größere ungeringelte Stücke in der Nachbarschaft der Gelenke liegen.

Fast alle Angaben über die geringelten Beine sind widerspruchsvoll und beschränken sich auf die äußere Thatsache. Die Cardinalfrage, die zu beantworten ist, lautet: Sind die secundär entstandenen Gliedchen wirkliche echte Glieder und als solche

den übrigen gleich zu setzen? Als solche müssten sie folgende Eigenschaften haben:

1) Die Gliedchen müssten gegen einander beweglich sein und hierzu
2) Muskeln (Beuger und Strecker) entwickelt haben und
3) Bewegungen um zwei feste Punkte (Charniergelenk) zulassen.

Die erste Frage wird durch die reine Beobachtung am lebenden Thiere schon gelöst: Die Gliedchen sind gegen einander beweglich. Jedoch will ich einschränkend gleich hinzufügen, dass die distalsten Gliedchen am beweglichsten sind, während die proximalsten keine active Bewegung mehr zeigen. Zur Untersuchung der Ursache der Beweglichkeit geht man am sichersten, wenn man Längs- und Querschnitte anfertigt, woraus sich dann die wichtige Thatsache ergiebt, dass wirklich Muskeln, je ein Beuger und ein Strecker, in jedem Gliedchen vorhanden sind, mit der oben angedeuteten Einschränkung, wonach die Muskulatur in unserem Falle sich auf die Gliedchen des 5. Gliedes beschränkt und mit der distalen Lage zunimmt. Betrachten wir z. B. einen Längsschnitt durch das Scherenglied mit einigen vorangehenden Gliedchen des 5. Gliedes (Taf. 4 Fig. 11), so finden wir außer der Muskulatur, die zu dem 6. Gliede geht und von den letzten Gliedchen entspringt, in jedem einzelnen Gliedchen zwei Muskelbündel, die so inseriren, dass man schon danach auf die Art der Beweglichkeit, nämlich in hauptsächlich einer Ebene, hingewiesen wird. Die Figur zeigt ferner, dass die Beweglichkeit der Gliedchen dadurch zu Stande kommt, dass das Chitin bei jedem Gelenk ganz dünn, somit auch weich wird und sich in kleine Falten, »Gelenkfalten«, legt. Wodurch die Beweglichkeit regulirt wird, beweist uns ein Querschnitt, wie ihn Taf. 5 Fig. 23 aus der Nähe der Gelenkverbindung darstellt: wir sehen einen ziemlich kräftigen Chitinring, der aber an zwei Stellen sehr stark nach innen verdickt ist; an diesen beiden Stellen sind je 2 benachbarte Gliedchen mit einander fest verbunden, so dass in dieser Richtung zugleich die Gelenkachse verläuft. Zur Befestigung der Beweglichkeit in dieser Richtung, wie zur Stütze überhaupt, haben wir die Einrichtung anzusehen, dass die Verstärkung des Chitinringes, die wir geradezu als Balken bezeichnen können, auf einer Seite nie ganz schwindet, sondern erhalten bleibt. Sonst zeigt unser Schnitt noch in typischer Weise das von früher her bekannte Hauptseptum, rechts davon liegen Nervenbündel, dann die Blutbahnen, und an der Chitinwand (resp. Hypodermis) entspringen die

keln. So viel über den Bau der Gliedchen.

Was die Function des Fußes und den Zweck der Gliederung betrifft, so lehrt die Beobachtung Folgendes. Wir wissen, dass bei *Palaemon* der 1. Thoraxfuß als Putzfuß functionirt, und das 3. Glied dort eine ganz eigenthümliche Gestalt hat, indem es sehr verbreitert ist und einen starken Borstensaum trägt, der als Bürste functionirt. Hier bei *Lysmata* und noch mehr bei verwandten Formen (Taf. 4 Fig. 17 *a*, 16 *a*) haben wir beim 2. Thoraxfuße eine ähnliche Einrichtung, so dass dieser morphologische Befund allein schon auf die ähnliche Function hinweist; das 3. Glied besitzt ferner noch eine rinnenartige Vertiefung, in die das meist um das 5. Gelenk umgeklappte Bein mit dem Scherengliede zu liegen kommt. Bei *Lysmata* lässt sich leicht beobachten, dass der Fuß als Putzfuß gebraucht wird, wobei die Gliederung natürlich von größtem Vortheile ist. Die Vermuthung von Fr. Müller (pag. 150), dass »das zweite Scherenfußpaar die Reinigung der Kiemenhöhle besorgt«, hat sich also bewahrheitet. Die Beobachtung lehrt jedoch ferner, dass mit dieser Function noch eine andere gleichwerthig ist, nämlich die als Taster: *Lysmata* gab mir oft Gelegenheit zu sehen, wie sie, zwischen den Steinen und Posidonienwurzeln herumkletternd, mit diesem Fuße sondirte, zwischen die feinen Spalten fuhr und überall herumtastete.

Eine noch reichere Gliederung als *Lysmata* besitzt *Pandalus heterocarpus* A. Costa am 2. Thoraxfuße der linken Seite (Taf. 4 Fig. 16 *a* u. *aa*), indem das 3. Glied hier oft 21 Gliedchen besitzt; jedoch ist ebenfalls zu constatiren, dass wirklich bewegliche Gliedchen auf das 5. Glied beschränkt sind. An *Pandalus* würde sich dann *Nika edulis* Risso anschließen, bei der das 3. Glied des rechten Thoraxfußes dreigliedrig ist. Im Übrigen scheint die Gliederung auf das 5. Glied beschränkt zu sein. Unter diesen Formen aber ist es wieder von höchstem Interesse nachzusehen, wie die Gliedchen da beschaffen sind, wo sie nur in geringer Anzahl vorhanden sind. Zur Entscheidung dieser Frage wurde *Alpheus dentipes* Guér. untersucht, dessen 5. Glied beim 2. Thoraxfuße beiderseits fünfgliedrig ist. Das Resultat war, dass außer dem proximalsten Gliede alle übrigen mit besonderer Muskulatur ausgestattet und sehr beweglich gegen einander sind. Ähnlich wie *Alpheus* verhält sich auch *Hippolyte*.

Durch diese neuen Untersuchungen hat also der bisher allgemein anerkannte Satz: »die fünf letzten Rumpffußpaare der Decapoden, die Thoraxfüße bestehen bei den Natantia aus sieben freien Gliedern« (Boas, 2, pag. 514), keine volle Gültigkeit mehr, da wir bewiesen

haben, dass bei einer Reihe von Formen ein Glied in eine Reihe von »freien« Gliedchen zerfallen kann, die vollständig den übrigen Gliedern gleichzusetzen sind.

Ein ganz anderer Fall von Gliederung liegt bei *Stenopus spinosus* Risso (Taf. 4 Fig. 16) vor. Der erste Unterschied besteht darin, dass die Gliederung hier nicht am 2. Thoraxfuße, sondern am 4. und 5. ist, deren 5. und 6. Glied 5- resp. 3- und 4-gliedrig sind, dass ferner die Gestalt des Fußes nicht principiell verändert worden ist, und die Function sich nicht verschoben hat, sondern dieselbe geblieben ist, da beide Füße als Gehfüße dienen und zu nichts Anderem gebraucht werden. Die Function allein weist eigentlich schon darauf hin, dass eine freie Beweglichkeit der Gliedchen gegen einander mechanisch undenkbar ist, dass vielmehr diese Gliederung wahrscheinlich den Zweck hat, den Druck herabzusetzen. Ein Längsschnitt, den Taf. 4 Fig. 17 darstellt, überzeugt uns davon, dass den Gliedchen jegliche Muskulatur fehlt: in typischer Weise durchziehen Strecker und Beuger des 6. Gelenkes das ganze Glied. Das Chitin ist überall gleich dick, und an den Gliedchenabsätzen kommt es zu keiner weichen, beweglichen Gelenkhaut; bei stärkerer Vergrößerung (Taf. 5 Fig. 21) ist jedoch zu sehen, dass an den betreffenden Stellen ein evon den verschiedenen Chitinschichten unterbrochen wird, womit der erste Anstoß zu einer Gliederung gegeben ist. Die Gesammtgliederung von *Stenopus* verhält sich demnach gerade wie die Proximalgliederung bei *Lysmata*: das 3. und 4. Glied besitzen dort ebenfalls noch keine freien Gliedchen, sondern nur solche, die durch die Art der Zusammensetzung der Chitinschichten angedeutet sind. Zur Übersicht des Vorkommens von secundärer Gliederung habe ich umstehende Tabelle zusammengestellt.

Historisches. Wie oberflächlich die secundäre Gliederung bisher von den Systematikern und Morphologen behandelt worden ist, mag ein Beispiel beweisen:

Lysmata wurde zuerst von Risso (**1**, pag. 110) als *Melicerta* beschrieben, dabei wurde die Gliederung weder erwähnt noch abgebildet; später in seiner Histoire nat. des princ. prod. de l'Europe mérid. Tome 5 pag. 62 wird von dem neuen Genus *Lysmata* erwähnt, dass der »carpe« (unser 5. Glied) »articulé« sei. Desmarest pag. 239, Roux (obwohl dieser auf Taf. 31 eine theilweise richtige Abbildung giebt) und Milne Edwards (1, pag. 386 Taf. 25 Fig. 10) geben falsche Beschreibungen, Letzterer auch Abbildungen.

Heller (pag. 234 Taf. 8 Fig. 1) giebt, im Anschluss an die falsche

Tabelle 10.

Vorkommen secundärer Gliederung am 2. Thoraxfuß.

Object	Untersucher	3. Glied	4. Glied	5. Glied
Nika Risso	Heller und Bate			vielgl.
Nika edulis Risso	Autor	Rechts 3	Rechts 15	Rechts 43
– – –	-	Links 0	Links 5	Links 20
Glyptocrangon Milne Edw. .	Bate			vielgl.
Athanas nitescens Leach . .	-			vielgl.
– – – . .	Heller und Autor			5
Alpheus dentipes Guér. . . .	Bate			vielgl.
– – – . . .	Heller und Autor			5
Betaeus Dana	Bate			5
Paralpheus Bate	-			vielgl.
– –	Autor nach Abbild.			5
Synalpheus Bate	Bate			vielgl.
– –	Autor nach Abbild.			7
Platybema Bate	Bate			2
Latreutes Stimpson	-			3
Hippolyte Leach	-			3
Spirontocaris Bate	-			7
Nauticaris Bate	-			7
Hetairus Bate	-			7
Merhippolyte Bate	-			vielgl.
Chorismus Bate	-			-
Amphiplectus Bate	-			-
Heterocarpus Milne Edw. . .	-			-
Plesionika Bate	-			-
Nothocaris Bate	-			-
Pandalus Leach	Bate und Heller			-
Pandalus heterocarpus A. Costa	Autor	Rechts 0	6	28
– – –	-	Links 21	104	225
Pandalus narwal Milne Edw.	Autor			21
Pandalus pristis De Haan . .	-			21
Pandalopsis Bate	Bate			vielgl.
Chlorotocus Milne Edw. . . .	-			2
Dorodotes Bate	-			6
Virbius Stimpson	Heller			3
Lysmata seticaudata Risso . .	Heller			24—25
– – – . .	Autor	5	17	7

Abbildung von Milne Edwards folgende unrichtige Schilderung: »Das zweite fadenförmige Fußpaar beinahe zweimal so lang wie das erste, namentlich ist der Vorderarm (unser 5. Glied) sehr verlängert und in zahlreiche (24—25) Glieder getheilt.«

Die einzigen genaueren Angaben finden wir bei H. Kröyer pag. 230 Fig. 96: er hat die einzelnen Gliederlängen bei *Hippolyte* genau gemessen und verglichen, kommt zu dem Resultate, dass die Zahl der Glieder hier überall sehr constant ist, dass dagegen ihre Länge sehr schwankt, und meint daher, dass die Anzahl der Glieder ein zuverlässiges Artenmerkmal abgeben könnte.

Boas (1 pag. 57) macht keine bestimmten Angaben und sagt z. B. von *Pandalus*, dass das »5. Led ringlet« ist.

Auch Bate hat in seiner Systematik keine genaue Rücksicht auf die Gliederung genommen, eben so wenig J. Thallwitz.

Bei Bronn-Gerstaecker pag. 882 lesen wir: »Eine bemerkenswerthe Ausnahme hiervon zeigen die Cariden-Gattungen *Hippolyte*, *Athanas*, *Nika*, *Lysmata* und *Pandalus* an ihrem dünnen und verlängerten zweiten Beinpaar, dessen fünftes Glied auf Kosten der verkümmerten beiden, eine kleine Schere bildenden letzten besonders langstreckig erscheint und zugleich die Eigenthümlichkeit zeigt, dass es sich nach Art einer Fühlergeißel in eine geringere oder größere Anzahl kleiner secundärer Glieder, z. B. 5 bei *Alpheus*, 7 bei *Hippolyte aculeata*, zahlreiche bei *Nika*, *Lysmata* und *Pandalus* — auflöst.«

Außer der genaueren Untersuchung über die Morphologie und Anatomie der Gliederung, wodurch die wahre Bedeutung der Glieder erst bekannt wird, ist zugleich von mir die Ausbreitung der Gliederung auch auf das 3. und 4. Glied zuerst beobachtet worden; denn aus Gerstaecker's Angaben geht hervor, dass man bis jetzt noch annimmt, die Gliederung sei überall auf das 5. Glied beschränkt. Dies wird vollkommen bestätigt, wenn wir bei Stebbing pag. 228 lesen: »Legion 2. — Polycarpinea. — The name signifies literally 'many-wristed', and the distinguishing character of the legion is that in the slender second pair of trunk-legs the carpos, wrist, or fifth joint is multiarticulate, that is, subdivided into a greater or less number of miner joints. It includes four families, Nikidae, Alpheidae, Hippolytidae, and Pandalidae.«

Zum Schlusse möchte ich noch darauf hinweisen, dass auch in anderen Gruppen des großen Krebs-Stammes eine ähnliche secundäre Gliederung, die durch die Funktion bedingt ist, vorkommt. So zeigt z. B. G. W. Müller, dass bei den Ostracoden (pag. 71 u. 72) die

7. Gliedmaße innerhalb der Cypridiniden die vollkommenste Anpassung an die Funktion des Putzens und Reinigens besitzt. »Die zahlreichen Ringe bilden eben so viele Glieder, welche durch zwei den ganzen Fuß in annähernd gleicher Stärke durchziehende Muskeln bewegt werden. In der proximalen Hälfte ist der Querschnitt des Fußes annähernd kreisförmig und die Bewegung anscheinend nach allen Seiten gleichmäßig frei. In der distalen Hälfte wird er deutlich comprimirt, die Bewegung ist hier fast ganz auf eine einzige Ebene und zwar auf die, in welcher das Bein comprimirt ist, beschränkt, in welcher sie naturgemäß auch nicht bedeutend sein kann. Die Beschränkung wird bewirkt durch eine Reihe Chitinstützen, welche in der Mitte der Breitseite der Glieder verlaufen.«

6. *Homarus vulgaris* Milne Edwards.

Im Gelenkbau stimmen *Astacus* und *Homarus* fast ganz überein. Wenn Demoor pag. 483 sagt: »Le coxopodite [1. Glied] est pourvu de deux épines condyliennes: une interne et une externe qui viennent s'emboîter dans deux cavités articulaires du corps, de telle sorte que le mouvement antéro-postérieur est nettement déterminé«, so ist das einfach im Widerspruch mit der morphologischen Thatsache, die wir von *Astacus* her kennen: innen ist Zapfencharnier außen Flächenführung. Anders wie bei *Astacus* verhält sich der Bau des 6. Gelenkes am 1. Thoraxfuße (gr. Scherenfuße): es ist ein gefalztes Charniergelenk. Langer giebt eine Abbildung (Fig. 4 u. 5) und genaue Beschreibung (pag. 106): »An der äußeren (intensiver gefärbten) Seite trägt der Fortsatz des Carpopodite die Falzrinne in einem Bogen von etwa 225 Grad (Fig. 5 *B*). Central wird diese Rinne von einer Ringleiste begrenzt, die gegen die Achse wie gefaltet einsinket und da mit der weichen Gelenkshaut sich vereiniget. Die Falzleiste (Fig. 5 *A*) sitzt in einem Umfange von etwa 135° an der Seite des Scherengliedes (P. 6). An der unteren (weniger gefärbten) Seite (Fig. 4 *A* u. *B*) trägt die Zinke des P. 5 die Falzleiste, und die Schere die Falzrinne, letztere ist central von einem Stück Ringwulst begrenzt, mit dessen concavem Rande wieder die Gelenkshaut verschmilzt. Die Genauigkeit des Ganges und die Festigkeit des Gelenkes hängen hier hauptsächlich von der Strenge des Falzes ab. Die Fortsätze des P5-Gliedes sind natürlich hohle, durch Umlegung des Integumentrandes entstandene Buchten; das äußerlich vom Scherengliede bemerkbare Relief ist von innen her als Vertiefung zu unterscheiden.«

Ferner ist zu erwähnen, dass die 7. Gelenkverbindung beim letzten Thoraxfuße unbestimmt ist, worauf auch Boas (1, pag. 69) aufmerksam macht. Von *Astacus* wissen wir, dass am 7. Gelenk 2 Balken entwickelt sind, hier ist jedoch nur einer bei Punkt 10 vorhanden, wodurch dieser Gelenkpunkt festgelegt wird; auf der anderen Seite fehlt jeder feste Punkt, die Verbindung vermittelt eine weiche Gelenkhaut, so dass die Bewegungen um dieses Gelenk hiermit unbestimmt werden und in verschiedenen Ebenen liegen. Beuger und Strecker setzen sich noch in typischer Weise an.

Zur speciellen Untersuchung wurden 2 männliche Thiere gewählt mit den Maßen:

Nr. 1:	Gesammtlänge	440 mm	Nr. 2:	Gesammtlänge	215 mm
davon auf:	Cephalothorax	195 -	- -	Cephalothorax	94 -
- -	Abdomen	245 -	- -	Abdomen	121 -
		Nr. 1: 440 mm			Nr. 2: 215 mm

Beide Thiere verhalten sich also nahezu wie 2 : 1; zu den Angaben über Exemplar Nr. 1 möchte ich noch hinzufügen, dass das Gesammtgewicht 2390 g betrug, davon kamen auf die beiden ersten Thoraxfüße (gr. Scherenfüße) 912 g (links 568 g, rechts 344 g), also über $^3/_8$ des Gesammtgewichtes, die übrigen Thoraxfüße wogen zusammen 176 g.

Aus den Tabellen 12 und 13 (unten pag. 108) geht hervor, dass die Thoraxfüße bei *Homarus* Nr. 1 mehr als noch einmal so groß geworden sind, denn der 1. Thoraxfuß ist 41,4 mm, der 2. 18,9, der 3. 24, der 4. 26 und der 5. 20,3 mm länger, und zwar haben alle Beinglieder in fast gleicher Weise in stärkerem Maße zugenommen. Über die Gesammtlängen der Beine ist zu sagen, dass, wenn wir hauptsächlich das große Thier ins Auge fassen, das 2.—4. Thoraxfußpaar nahezu gleich lang sind (das 3. ist nur ganz wenig kürzer); am kleinsten ist das letzte Paar, und nicht ganz doppelt so lang wie dieses ist das 1., der große Scherenfuß. Äußerst interessant ist der Vergleich mit *Astacus fluviatilis* in Bezug auf diese Längenverhältnisse. Wenn wir Tabelle 14 (unten pag. 108) ansehen, wo die Zahlenwerthe von unserem früheren Exemplare *B* von *Astacus* mit den durch 3 getheilten Werthen von *Homarus* Nr. 1 neben einander dargestellt sind, so finden wir, dass die 3 ersten Glieder geradezu gleich lang, und auch die übrigen Glieder nur wenig von einander verschieden sind; dabei verhalten sich bei *Astacus* die Thoraxfüße wie 13 : 7 : 8 : 7 : 6, während bei *Homarus* das Verhältnis besteht 13 : 8 : 8 : 8 : 7.

Die Winkeltabelle 16 [unten pag. 110] lehrt uns, ganz allgemein gesprochen, dass die meisten Gelenkachsen in rechten Winkeln zu einander liegen; im Übrigen finden wir eine Bestätigung der Resultate bei *Astacus*: die 3. und 4. Gelenkachse bilden den kleinsten, die 4. und 5. den größten Winkel mit einander. Wir können ferner die durch die verschiedene Function bedingten Abweichungen in der Lagerung der Gelenkachsen des 1. Thoraxfußes (Scherenfußes) und des letzten den anderen Füßen gegenüber constatiren. Aus der Koordinaten-Tabelle 15 [unten pag. 109] geht auch hier hervor, dass die 3. und 4. Gelenkachse ein Tetraëder von sehr geringer Höhe bilden.

Das Endophragmalsystem (innere Skelett) ist ganz ähnlich wie bei *Astacus* gebaut. Der große Unterschied in der Lage der Körpergelenkachse des letzten Thoraxfußes und der übrigen ist wieder vorhanden. Die Achse des 5. bildet mit der Symmetrie-Ebene einen nahezu rechten Winkel, während die übrigen Achsen spitze Winkel bilden. Das 13. Segment ist jedoch bei *Homarus* nicht, wie bei *Astacus*, mit dem vorhergehenden beweglich verbunden, sondern fest.

Der Gang von *Homarus* ist etwas verschieden von dem von *Astacus*. Wie ich selbst prüfte und nach den Untersuchungen Demoor's (pag. 481) kommen hier gleichzeitig oder doch wenigstens ganz kurz nach einander der 2. und 5. Thoraxfuß der einen Seite zur Wirkung, und dann die entsprechenden der anderen Seite. Also nicht 2, 4, 3, 5, sondern 2, 5, 3, 4 ist die Reihenfolge der Wirkungsweise.

In der Muskulatur schließt sich *Homarus* wieder ganz eng an *Astacus* an; wir finden dieselben Muskeln in allen Gliedern wie dort. Demoor (pag. 485—486) giebt auch eine genauere Beschreibung und Abbildung der Muskulatur der beiden ersten Glieder; da er jedoch die Lebensgewohnheiten zu wenig berücksichtigte, so ist ihm die Function des 3. und 4. Gelenkes unbekannt geblieben, daher auch das abweichende anatomische Verhalten der betreffenden Glieder, das in dem Mangel der Beugemuskeln besteht, entgangen. Was er darüber pag. 483 sagt, ist: »Cette articulation (2.) est suivie de deux articulations (homologues à la troisième de Carcinus) permettant un mouvement de flexion antéro-postérieur. Chez le Crabe, l'étendue de ce mouvement est beaucoup plus importante et il intervient activement dans la locomotion.«

Tabelle 11.

Wirkliche Maße für *Homarus vulgaris* M. Edw. in mm.

Tetraëder-Seiten	Tetraëder-Seiten	1. Thoraxfuß		2. Thoraxfuß		3. Thoraxfuß		4. Thoraxfuß		5. Thoraxfuß	
		Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2
a,*b*		33,9	15,1	24,7	10,4	25,5	11,2	29,8		24,4	11,0
a,*c*		32,5	13,5	24,4	9,8	23,5	9,7	23,3	9,9	19,3	8,2
a,*d*		19,5	8,8	17,8	7,3	18,3	7,7	19,4	8,2	20,1	8,4
b,*c*		38,7	15,8	27,0	11,1	26,5	11,0	29,2		24,6	11,1
b,*d*		31,5	13,3	21,5	9,0	21,9	9,3	25,4		23,3	10,5
c,*d*		29,8	12,0	22,3	8,8	22,2	9,5	21,8	8,5	16,3	6,6
c,1				18,1	7,5	18,1	7,6	18,2	7,7	19,0	8,1
c,2				9,2	4,1	9,0	3,8	9,3	4,1	10,3	4,7
d,1				23,6	10,1	23,5	9,6	23,2	9,7	16,7	7,3
d,2				16,3	6,8	15,8	6,2	15,4	6,1	10,9	4,0
1,2				13,6	5,1	13,1	5,2	13,4	5,3	12,1	4,7
1,3	*c*,3	53,0	23,6	21,2	10,1	20,9	9,7	20,8	9,4	14,0	6,9
1,4	*c*,4	21,9	9,8	23,9	10,8	24,2	10,8	25,4	11,2	18,8	8,2
2,3	*d*,3	58,2	26,0	32,6	14,3	31,3	13,9	31,3	13,7	23,4	10,4
2,4	*d*,4	34,4	15,6	28,0	13,1	28,4	12,9	29,9	13,6	21,8	10,1
3,4		49,5	19,9	17,4	6,4	15,9	6,1	16,3	5,9	12,1	4,3
3,5		71,9	32,3	68,2	33,9	65,1	31,2	62,4	29,9	55,0	25,8
3,6		27,2	15,8	65,7	33,3	62,3	30,5	58,8	28,8	52,3	25,0
4,5		88,6	41,2	73,5	36,5	68,3	33,4	61,7	30,0	53,1	25,4
4,6		63,9	30,9	72,1	35,9	66,4	32,9	60,0	29,4	52,7	25,2
5,6		55,8	22,1	16,2	5,8	16,3	5,5	15,6	5,4	14,0	4,7
5,7		56,9	23,6	31,5	13,3	30,2	12,7	28,6	12,1	24,1	10,2
5,8		54,9	23,0	36,2	14,9	35,8	14,2	32,8	13,5	27,1	11,1
6,7		80,5	34,2	33,3	14,0	31,7	13,1	29,6	12,2	22,9	9,7
6,8		75,9	32,8	37,0	15,5	36,2	14,6	34,0	13,7	27,6	11,2
7,8		39,1	16,0	14,7	5,3	15,0	5,2	13,3	5,1	10,7	4,0
7,9		93,6	39,1	41,7	17,9	42,9	17,9	51,9	23,3		
7,10		102,0	41,5	40,3	17,4	41,4	17,6	54,5	23,3	56,6	24,9
8,9		89,0	38,6	36,8	16,4	38,6	16,6	51,8	22,1		
8,10		87,3	37,1	35,7	16,1	36,7	16,2	54,9	22,1	55,3	24,3
9,10		35,4	13,9	9,4	3,2	7,9	2,8	8,7	2,4		
9,11		90,5	45,3	32,2	16,0	30,8	14,6	26,5	12,8		
9,12		103,2	46,5	31,5	16,1	29,8	14,9				
10,11		88,7	45,8	31,9	15,7	30,3	14,2	24,6	12,4	19,2	9,8
10,12		99,7	46,6	31,4	15,8	29,9	14,3				

Tabelle 12.

Mittlere Längenwerthe der einzelnen Beinglieder in mm für *Homarus vulgaris* M. Edw. Nr. 1.

Glieder	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
1.	32,0	22,9	22,7	24,3	21,3
2.	43,7	17,2	16,9	16,8	14,9
3.		24,6	24,6	25,3	17,9
4.	67,9	70,1	65,7	61,2	53,8
5.	66,4	34,2	33,2	31,3	25,8
6.	90,4	38,7	39,8	53,4	55,0
7.	95,1	31,8	30,3	26,5	19,2
1—7.	395,5	239,5	233,2	237,8	207,9

Tabelle 13.

Mittlere Längenwerthe der einzelnen Beinglieder in mm für *Homarus vulgaris* M. Edw. Nr. 2.

Glieder	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
1.	13,4	9,4	9,5	9,7	9,3
2.	19,6	7,1	6,9	6,9	6,0
3.		11,6	11,3	11,5	8,5
4.	31,6	34,9	32,0	29,6	25,5
5.	28,2	14,4	13,6	12,9	10,7
6.	38,1	17,0	17,0	22,7	24,0
7.	45,9	15,9	14,3	12,6	9,8
1—7.	176,8	110,3	104,6	105,9	93,8

Tabelle 14.

Werthe der Tabelle 12 durch 3 getheilt, verglichen damit die von *Astacus fluviatilis* (s. oben pag. 105).

Glieder	1. Thoraxfuß		2. Thoraxfuß		3. Thoraxfuß		4. Thoraxfuß		5. Thoraxfuß	
	Hom.	*Ast.*	*Hom.*	*Ast.*	*Hom.*	*Ast.*	*Hom.*	*Ast.*	*Hom.*	*Ast.*
1.	10,6	10,9	7,6	7,7	7,5	8,2	8,1	8,5	7,1	7,5
2.	14,5	14,0	5,7	5,7	5,6	5,8	5,6	5,5	4,9	4,9
3.			8,2	8,1	8,2	8,1	8,4	7,5	5,9	5,4
4.	22,6	25,7	23,3	17,6	21,9	20,0	20,4	17,0	17,9	14,4
5.	22,1	15,2	11,4	9,8	11,0	12,7	10,4	9,7	8,6	8,3
6.	30,1	25,7	12,9	10,6	13,2	16,1	17,8	13,5	18,3	14,1
7.	31,7	41,2	10,6	9,1	10,1	8,2	79,2	7,5	6,4	7,1
1.—7.	131,6	132,7	79,7	68,8	77,5	79,1	8,5	69,2	69,1	61,7

Tabelle 15.

Koordinaten-Tabelle für *Homarus vulgaris* Milne Edwards.

	Tetraëder	*Homarus vulgaris* Nr. 1						*Homarus vulgaris* Nr. 2					
1. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d=19,5	x_c=14,0	y_c=29,3	x_b= 13,8	y_b= 5,4	z_b=30,4	x_d= 8,8	x_c= 6,5	y_c=11,8	x_b= 7,3	y_b= 2,7	z_b=12,9
	*c,d–*3,4	x_4=21,9	x_3=19,1	y_3=49,4	x_d= 4,2	y_d= 1,4	z_d=29,4	x_4= 9,8	x_3=13,1	y_3=19,6	x_d=–0,1	y_2= 0,7	z_2=12,0
	3,4–5,6	x_6=27,2	x_5=54,3	y_5=47,1	x_4=–16,4	y_4= 16,4	z_4=43,7	x_6=15,8	x_5=25,4	y_5=19,9	x_4=–9,8	y_4= 5,9	z_4=16,3
	5,6–7,8	x_8=54,9	x_7=43,2	y_7=37,0	x_6= 3,3	y_6=– 5,6	z_6=55,4	x_8=23,0	x_7=18,0	y_7=15,2	x_6=–1,2	y_6=–2,7	z_6=21,9
	7,8–9,10	x_{10}=102,0	x_9=87,8	y_9=32,4	x_8= 21,1	y_8=–20,6	z_8=25,6	x_{10}=41,5	x_9=34,5	y_9=18,4	x_8= 7,2	y_8=–5,4	z_8=13,2
2. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d=17,8	x_c=11,6	y_c=21,4	x_b= 13,0	y_b= 4,0	z_b=20,6	x_d= 7,3	x_c= 4,9	y_c= 8,6	x_b= 5,5	y_b= 1,6	z_b= 8,6
	*c,d–*1,2	x_2= 9,2	x_1=12,3	y_1=13,2	x_d= 17,0	y_d=– 5,7	z_d=13,2	x_2= 4,1	x_1= 5,7	y_1= 4,8	x_d= 5,8	y_d=–3,6	z_d= 5,5
	1,2–3,4	x_4=23,9	x_3=15,0	y_3=14,9	x_2=– 0,5	y_2=–13,8	z_2= 2,3	x_4=10,8	x_3= 8,2	y_3= 5,8	x_2=–1,3	y_2=–4,8	z_2= 1,1
	3,4–5,6	x_6=65,7	x_5=66,4	y_5=15,5	x_4=– 4,4	y_4= 4,3	z_4=16,2	x_6=33,3	x_5=33,4	y_5= 5,8	x_4=–2,0	y_4=–0,7	z_4= 6,0
	5,6–7,8	x_8=36,2	x_7=28,8	y_7=12,7	x_6= 2,8	y_6=– 0,6	z_6=15,9	x_8=14,9	x_7=12,4	y_7= 4,8	x_6= 0,5	y_6= 0,1	z_6= 5,7
	7,8–9,10	x_{10}=40,3	x_9=40,6	y_9= 9,5	x_8= 7,0	y_8= 1,6	z_8=12,8	x_{10}=17,4	x_9=17,6	y_9= 3,2	x_8= 2,0	y_8= 1,3	z_8= 4,7
3. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d=18,3	x_c=10,7	y_c=20,9	x_b= 13,8	y_b= 4,8	z_b=20,9	x_d= 7,7	x_c= 4,1	y_c= 8,7	x_b= 6,3	y_b= 2,6	z_b= 8,8
	*c,d–*1,2	x_2= 9,0	x_1=13,1	y_1=12,5	x_d= 18,0	y_d=– 8,1	z_d=10,1	x_2= 3,8	x_1= 5,9	y_1= 4,7	x_d= 8,7	y_d=–5,0	z_d=–3,2
	1,2–3,4	x_4=24,2	x_3=15,9	y_3=13,6	x_2=– 1,0	y_2=–12,4	z_2= 4,1	x_4=10,8	x_3= 8,0	y_3= 5,4	x_2=–1,0	y_2=–5,2	z_2= 1,0
	3,4–5,6	x_6=62,3	x_5=63,3	y_5=15,2	x_4=– 2,2	y_4= 3,4	z_4=15,3	x_6=30,5	x_5=30,7	y_5= 5,5	x_4=–1,8	y_4= 0,4	z_4= 5,8
	5,6–7,8	x_8=35,8	x_7=27,4	y_7=12,7	x_6= 3,3	y_6=– 0,3	z_6=15,9	x_8=14,2	x_7=11,8	y_7= 4,7	x_6= 0,6	y_6= 0,4	z_6= 5,4
	7,8–9,10	x_{10}=41,4	x_9=42,1	y_9= 8,2	x_8= 7,1	y_8=– 1,4	z_8=13,1	x_{10}=17,6	x_9=17,3	y_9= 4,5	x_8= 2,1	y_8=–0,1	z_8= 4,7
4. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d=19,4	x_c=11,4	y_c=20,3	x_b= 15,9	y_b= 5,2	z_b=24,6						
	*c,d–*1,2	x_2= 9,3	x_1=12,8	y_1=12,9	x_d= 17,9	y_d=– 7,4	z_d=10,0	x_2= 4,1	x_1= 5,8	y_1= 5,0	x_d= 6,3	y_d=–3,6	z_d= 4,4
	1,2–3,4	x_4=25,4	x_3=15,9	y_3=13,4	x_2=– 1,3	y_2=–12,0	z_2= 5,3	x_4=11,2	x_3= 7,9	y_3= 5,0	x_2=–1,4	y_2=–5,0	z_2= 1,0
	3,4–5,6	x_6=58,8	x_5=60,7	y_5=14,4	x_4= 1,0	y_4= 7,9	z_4=14,2	x_6=28,8	x_5=29,4	y_5= 5,4	x_4= 0	y_4= 2,6	z_4= 5,3
	5,6–7,8	x_8=32,8	x_7=26,0	y_7=11,8	x_6= 2,4	y_6= 2,4	z_6=15,2	x_8=13,5	x_7=11,2	y_7= 4,5	x_6= 0,8	y_6= 0,8	z_6= 5,2
	7,8–9,10	x_{10}=54,5	x_9=51,2	y_9= 9,0	x_8= 1,2	y_8= 3,4	z_8=12,7	x_{10}=23,3	x_9=23,0	y_9= 3,7	x_8= 1,7	y_8= 0,2	z_8= 4,8
5. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d=20,1	x_c=12,7	y_c=14,5	x_b= 11,3	y_b= 2,5	z_b=21,4	x_d= 8,4	x_c= 3,0	y_c= 7,6	x_b= 4,8	y_b= 2,2	z_b= 9,6
	*c,d–*1,2	x_2=10,3	x_1=15,5	y_1=10,9	x_d= 12,2	y_d=– 1,4	z_d=10,7	x_2= 4,7	x_1= 6,9	y_1= 4,2	x_d= 5,2	y_d=–1,9	z_d= 3,5
	1,2–3,4	x_4=18,8	x_3=10,6	y_3= 9,1	x_2= 0,6	y_2=–12,0	z_2= 1,4	x_4= 8,2	x_3= 5,8	y_3= 3,7	x_2=–0,7	y_2=–4,1	z_2= 2,1
	3,4–5,6	x_6=52,3	x_5=53,4	y_5=13,1	x_4= 1,0	y_4= 9,3	z_4= 7,6	x_6=25,0	x_5=25,3	y_5= 5,0	x_4= 0,1	y_4= 3,0	z_4= 3,0
	5,6–7,8	x_8=27,1	x_7=22,1	y_7= 9,6	x_6= 3,1	y_6= 5,9	z_6=12,3	x_8=11,1	x_7= 9,5	y_7= 3,7	x_6= 0,8	y_6= 2,2	z_6= 4,0
	7,8–9,10												

Tabelle 16.

Winkel-Tabelle für *Homarus vulgaris* M. Edw.

	Gelenkachsen	Nr. 1	Nr. 2	Mittelwerthe
1. Thoraxfuß.	*a,b* — *c,d*	95°	95°	95°
	c,d — 3,4	92°	94°	93°
	3,4 — 5,6	97°	93°	95°
	5,6 — 7,8	83°	84°	83,5°
	7,8 — 9,10	46°	51°	48°
2. Thoraxfuß.	*a,b* — *c,d*	91°	91°	91°
	c,d — 1,2	85°	79°	82°
	1,2 — 3,4	51°	41°	46°
	3,4 — 5,6	103°	97°	100°
	5,6 — 7,8	83°	89°	86°
	7,8 — 9,10	97°	106°	101,5°
3. Thoraxfuß.	*a,b* — *c,d*	89°	91°	90°
	c,d — 1,2	84°	84°	84°
	1,2 — 3,4	40°	37°	38,5°
	3,4 — 5,6	101°	94°	97,5°
	5,6 — 7,8	83°	92°	87,5°
	7,8 — 9,10	86°	84°	85°
4. Thoraxfuß.	*a,b* — *c,d*	88°		88°
	c,d — 1,2	83°	80°	81,5°
	1,2 — 3,4	46°	49°	47,5°
	3,4 — 5,6	113°	117°	115°
	5,6 — 7,8	94°	95°	94,5°
	7,8 — 9,10	103°	93°	98°
5. Thoraxfuß.	*a,b* — *c,d*	83°	82°	82,5°
	c,d — 1,2	104°	97°	100,5°
	1,2 — 3,4	39°	47°	43°
	3,4 — 5,6	136°	134°	135°
	5,6 — 7,8	106°	111°	108,5°
	7,8 — 9,10			

7. *Palinurus vulgaris* Latr.

Von den beiden verglichenen Thieren war Exemplar Nr. 1 200 mm und Nr. 2 300 mm lang. Aus den Tabellen 18 und 19 (unten pag. 115) geht hier wiederum hervor, dass mit der Längen- und Größenzunahme des ganzen Körpers die Extremitäten ungleich stärker wachsen als die übrigen Körpertheile. Die Thoraxfüße verhalten sich ungefähr wie 5 : 5,5 : 6 : 6,2 : 5,2.

Von allen Gliedern hat hier das 2. resp. 2. + 3. das höchste Interesse. Wir sahen früher bei *Astacus* und *Homarus*, dass bei dem 1. Thoraxfuß (Scherenfuß), wo ja auch eine Verwachsung dieser Glieder vorkommt, das verwachsene Glied fast genau dieselbe Länge hat wie die entsprechenden einzelnen Glieder der anderen Füße. Vergleichen wir beispielsweise den 4. Thoraxfuß von *Palinurus* Nr. 1 und den 4. von *Homarus* Nr. 1, die beide annähernd gleich lang sind, so ergiebt sich

	4. Thoraxfuß *Homarus*		4. Thoraxfuß *Palinurus*
1. Glied	24,3		19,5
2. -	16,8	42,1	20,6
3. -	25,3		
4. -	61,2		71,2
5. -	31,3		25,1
6. -	53,4		65,7
7. -	25,5		32,9
1.—7. Glied	237,8 mm		235,5 mm,

also: dass bei *Palinurus* in keiner Weise das 2. Glied mehr dem 2. + 3. seiner Länge nach entspricht, sondern sehr verkürzt worden ist. Noch klarer ist folgender Vergleich zwischen dem 5. Thoraxfuße beider Thiere:

	Homarus		*Palinurus*
1. Glied	21,3		19,5
2. -	14,9		**17,6**
3. -	**17,9**		
4. -	53,8		54,6
5. -	25,8		23,7
6. -	55,0		58,0
7. -	19,2		21,3
1.—7. Glied	207,9		**194,7** mm.
	—14,9	2. Glied	
	193,0 mm.		

Hieraus sehen wir direct, dass das 2. Glied ausgefallen ist, d. h. die Länge der ursprünglichen zwei Glieder ist auf die Länge des einen zusammengeschrumpft.

Das Verhältnis der Gliederlängen wird sich dann, wenn wir noch einmal die gleich langen verglichenen 4. Thoraxfüße vornehmen, so gestalten,

(die wirklichen Werthe sind durch 4 dividirt worden):

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Glied
Homarus:	6	: 4	: 6	: 15	: 7,5	: 13	: 6.
Palinurus:	5	:	5	: 18	: 6	: 18	: 8,

und wir können sagen, dass

1) (immer bei gleicher Gesammtlänge der zu vergleichenden Füße) die beiden ersten Glieder bei *Palinurus* gleich und kleiner geworden sind, und
2) das 4. und 6. (letzteres wegen der kletternden Lebensweise von *Pal.* besonders wichtig) bedeutend größer geworden sind.

Die Winkeltabelle 21 (unten pag. 117) lehrt uns, dass die Lage der Gelenkachsen bei den 4 ersten Thoraxfüßen sehr ähnlich ist, dass aber der letzte Thoraxfuß davon abweicht. Beide Thatsachen wiederum sind bedingt durch dieselbe resp. verschiedene Function der Füße.

Die Muskulatur von *Palinurus* ist von Parker & Rich außerordentlich gründlich und vollständig im Ganzen untersucht worden. Es wurde der Nachweis geliefert, dass die Muskulatur des Abdomens nicht, wie man nach Milne Edwards annahm, aus Flexoren besteht, sondern auch aus Extensoren, die ja auch die Astaciden besitzen. Sehr complicirt und variabel ist die Muskulatur der Abdominalsegmente; typisch sind z. B. das 3. und 4., beide werden von 10 Muskeln, Extensoren, Flexoren und Rotatoren, bewegt. Für uns ist die Muskulatur der Thoraxfüße von besonderem Interesse. Die Flexoren- und Extensorengruppen der beiden ersten Glieder sind nach ihrer Wirkungsweise von jenen Autoren als Adductor und Abductor resp. Levator und Depressor bezeichnet worden.

Ich habe die beschriebenen und abgebildeten Muskeln mit denen von mir bei *Astacus* untersuchten verglichen und bei *Pal. vulg.* präparirt und finde keinen wesentlichen Unterschied; natürlich bei kleinen Verschiedenheiten der Function und Gestalt der Skelettheile treten kleine aber unwesentliche Veränderungen ein.

Parker & Rich schreiben pag. 168: »The general arrangement of the intrinsic limb-muscles is well known, although often inadequately described. The typical arrangement is that each podomere or limb-segment is acted upon by two muscles situated in the preceding or next proximal podomere.« Ich bin aber zu dem schon mehrfach erwähnten Resultate gekommen, dass keineswegs alle Glieder dieselbe Muskulatur besitzen, sondern das 2. und 3. sich dadurch principiell von allen übrigen unterscheiden, dass nur einerseits Muskulatur entwickelt ist, dass der Antagonist fehlt. Parker & Rich geben zur Illustration ihres allgemeinen Satzes eine Abbildung (Taf. 20 Fig. 12) von der Muskulatur eines 4. Fußes, die schon dadurch sehr merkwürdig ist, dass ein und derselbe Muskel auf der einen Seite als Extensor, auf der anderen als Flexor bezeichnet ist. Bei der näheren Untersuchung konnte ich leicht feststellen, dass *Palinurus* sich gerade wie alle anderen Macruren verhält, dass auch hier sich nur auf der einen Seite Muskeln (Strecker) ansetzen. Der 1. Thoraxfuß (Taf. 4 Fig. 18*a*) besitzt 3 getrennte Sehnen, die sich am 4. Gliede direct ansetzen, und die übrigen Thoraxfüße (Fig. 18*b*) je zwei.

Bei *Palinurus* und *Homarus* ist das Verhältnis von Cephalothorax zu Abdomen ähnlich, dagegen ist die Gestalt des letzteren bei *Homarus* hoch und gewölbt, bei *Palinurus* mehr breit und flach. Die Schwanzflosse ist bei *Palinurus* rückgebildet, ganz weichhäutig, ungegliedert und hat so an Wirksamkeit Vieles eingebüßt. Vollständig anders verhält sich das Endophragmalsystem. Die Hauptmasse bildet die Sternalregion: früher nur einfache Pfeiler, mit den Gelenkpunkten der Basalglieder der Füße, dagegen jetzt eine große, einheitliche Fläche von der Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks mit der Spitze nach vorn (über die Veränderungen im Einzelnen vgl. Milne Edwards 2 pag. 268). In der Lage der Körpergelenkpunkte zur Symmetrie-Ebene verhält sich *Palinurus* ähnlich wie *Homarus*, wenn wir die Winkel auf die Horizontalebene projiziren: auch hier sind die 4 ersten Winkel spitz, der 5. ein rechter oder gar stumpfer; dagegen ergiebt eine Projection auf die Vertikalebene, dass die Winkel bei *Palinurus* bedeutend spitzer sind als bei *Astacus* und *Homarus*. Auf diese wichtigen Beziehungen werden wir bei den Brachyuren noch einmal zurückkommen.

Palinurus lebt in 10—200 m Tiefe, immer auf steinigem Untergrunde, einerlei ob einfache felsige Gestade, Bänke von *Corallium rubrum* oder Corallinengrund. Obwohl hier keine besonderen Putz-

apparate und Scheren entwickelt sind, so kann man doch beobachten, dass zur Fernhaltung des Schmutzes aus der Kiemenhöhle wohl die Exopoditen des 3. Kieferfußes fungiren, während zur Reinigung der Antennulae das 4. Kieferfußpaar dient, und dass im Übrigen die Thoraxfüße (2—5) Putzfüße sind. Sie tragen an der Innenseite des letzten Gliedes eine Bürste aus mehreren Reihen Borstenbündel. Um die Antennen zu reinigen, werden diese nach hinten gedreht, und nun wird von einem oder mehreren Füßen der ganze Apparat durch Auf- und Abreiben abgebürstet.

Tabelle 17.

Wirkliche Maße für *Palinurus vulgaris* Latr. in mm.

Tetraëder-Seiten	1. Thoraxfuß		2. Thoraxfuß		3. Thoraxfuß		4. Thoraxfuß		5. Thoraxfuß	
	I. Expl.	II. Expl.	I. Expl.	II. Expl.	I. Expl.	II. Expl.	I. Expl.	II. Expl.	I. Expl.	II. Expl.
a,b	13,8	24,6	13,2	22,8	13,8	23,0	13,9	23,2	14,2	26,9
a,c	14,6	26,8	13,2	22,9	13,4	23,1	13,3	23,0	11,7	22,6
a,d	11,2	19,8	10,2	17,6	10,5	17,1	10,1	17,3	9,9	19,0
b,c	12,7	22,0	11,8	19,4	11,3	18,7	11,3	19,1	10,3	17,3
b,d	10,5	18,7	9,5	16,1	9,6	15,7	9,9	16,1	10,3	16,4
c,d	11,1	19,9	8,8	15,2	8,5	14,9	8,6	14,7	7,2	12,8
c,3	12,5	22,6	11,3	19,2	11,8	20,0	11,6	21,1	10,8	18,6
c,4	6,3	12,0	6,9	12,0	7,8	12,9	8,5	15,1	9,0	14,9
d,3	15,4	27,9	13,8	22,9	13,5	23,3	13,6	24,3	10,4	18,0
d,4	11,5	19,6	10,9	17,6	10,9	17,9	11,7	20,1	9,8	16,7
3,4	10,5	18,3	7,7	11,7	6,7	10,9	6,5	11,8	6,1	10,5
3,5	25,0	45,8	34,1	58,3	35,3	61,9	36,2	70,0	28,6	53,7
3,6	23,7	43,8	33,5	57,9	34,9	60,5	35,6	68,4	27,8	52,4
4,5	31,8	59,0	39,4	6,7	39,8	69,0	39,3	74,5	30,1	56,1
4,6	31,1	57,9	38,9	66,6	39,2	67,6	38,8	73,4	29,8	55,5
5,6	7,6	15,9	5,6	10,0	5,6	10,1	5,9	10,7	5,5	9,8
5,7	9,2	12,8	10,5	18,1	11,2	19,6	12,2	22,3	12,0	21,7
5,8	15,8	28,0	15,0	26,5	15,1	26,7	15,3	27,9	14,7	25,8
6,7	6,9	17,6	10,9	19,5	11,4	20,6	12,3	23,0	12,0	21,9
6,8	15,4	29,3	15,1	26,1	14,9	26,9	15,2	28,0	14,5	25,8
7,8	11,0	19,3	6,6	11,9	6,4	10,8	5,9	10,2	4,9	8,5
7,9	24,3	46,9	30,3	53,0	33,4	59,7	36,0	68,6	33,4	59,4
7,10	24,0	46,8	30,1	53,1	33,2	59,1	35,5	67,7	33,6	59,6
8,9	18,7	35,1	26,5	46,0	30,4	54,2	33,6	64,3	31,3	56,5
8,10	17,4	34,2	26,0	45,5	29,9	53,3	32,9	62,9	31,5	56,7
9,10	5,0	10,1	3,0	5,4	3,1	5,5	3,1	5,7	24,0	4,9
9,11	15,1	28,9	11,6	20,6	13,7	24,9	17,4	32,2	9,8	21,4
10,11	14,3	30,3	12,3	21,3	13,2	25,9	18,1	33,7	9,0	21,2

Tabelle 18.

Mittlere Längenwerthe der einzelnen Beinglieder in mm für *Palinurus vulgaris* Latr. Nr. 1.

Glieder	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
1.	12,5	11,3	11,5	11,6	11,0
2. + 3.	12,1	11,1	11,3	11,6	10,3
4.	28,0	36,2	37,2	37,5	29,2
5.	12,3	12,8	13,0	13,7	13,2
6.	20,8	28,1	31,6	34,4	32,4
7.	14,7	11,9	13,4	17,7	9,4
1.—7.	100,3	111,4	118,0	126,5	105,5

Tabelle 19.

Mittlere Längenwerthe der einzelnen Beinglieder in mm für *Palinurus vulgaris* Latr. Nr. 2.

Glieder	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
1.	22,7	18,5	19,4	19,5	19,5
2. + 3.	21,1	18,4	18,9	20,6	17,6
4.	51,8	62,4	64,7	71,7	54,6
5.	21,0	22,1	23,2	25,1	23,7
6.	40,5	49,2	56,5	65,7	58,0
7.	29,6	20,9	25,4	32,9	21,3
1.—7.	186,7	191,5	208,1	235,5	194,7

Tabelle 20.

Koordinaten-Tabelle für *Palinurus vulgaris* Latr.

	Tetraëder	Exemplar No. 1						Exemplar No. 2					
1. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d=11,2	x_c= 9,6	y_c=11,0	x_b= 9,1	y_b= 3,0	z_b= 9,9	x_d=19,8	x_c=18,0	y_c=19,8	x_b=16,3	y_b= 6,3	z_b=17,
	c,d–3,4	x_4= 6,3	x_3= 6,7	y_3=10,5	x_d= 2,4	y_d= 0,4	z_d=10,8	x_4=12,0	x_3=13,3	y_3=18,2	x_d= 6,4	y_d=–1,2	z_d=18,
	3,4–5,6	x_6=23,7	x_5=23,8	y_5= 7,6	x_4=–6,2	y_4= 1,2	z_4= 8,4	x_6=43,8	x_5=42,9	y_5=16,0	x_4=–12,5	y_4= 0,7	z_4=13,
	5,6–7,8	x_8=15,8	x_7= 6,7	y_7= 6,3	x_6= 2,2	y_6= 5,1	z_6= 5,1	x_8=28,0	x_7=10,2	y_7= 7,7	x_6= 3,1	y_6= 2,8	z_6=15,
	7,8–9,10	x_{10}=24,0	x_9=23,7	y_9= 5,3	x_8= 8,2	y_8=–2,6	z_8= 6,8	x_{10}=46,8	x_9=45,8	y_9=10,0	x_8=14,8	y_8=–0,8	z_8=12,
2. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d=10,2	x_c= 9,8	y_c= 8,8	x_b= 9,2	y_b= 1,6	z_b= 9,3	x_d=17,6	x_c=17,1	y_c=15,2	x_b=16,2	y_b= 3,7	z_b=15,
	c,d–3,4	x_4= 6,9	x_3= 8,4	y_3= 7,5	x_d= 0,4	y_d= 0,4	z_d= 8,7	x_4=12,0	x_3=15,6	y_3=11,2	x_d= 2,7	y_d=–0,3	z_d=14,
	3,4–5,6	x_6=33,5	x_5=33,6	y_5= 5,8	x_4=–4,9	y_4=–0,1	z_4= 5,9	x_6=57,9	x_5=57,7	y_5= 8,3	x_4=–8,1	y_4=–1,1	z_4= 8,
	5,6–7,8	x_8=15,0	x_7= 9,7	y_7= 4,0	x_6= 0,9	y_6= 0,5	z_6= 5,5	x_8=26,5	x_7=16,7	y_7= 6,9	x_6= 2,2	y_6=–2,0	z_6= 9,
	7,8–9,10	x_{10}=30,1	x_9=30,0	y_9= 4,2	x_8= 4,5	y_8=–1,3	z_8= 4,6	x_{10}=53,1	x_9=52,8	y_9= 4,6	x_8= 8,3	y_8=–2,8	z_8= 8,
3. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d=10,5	x_c=10,3	y_c= 8,5	x_b= 9,9	y_b= 2,1	z_b= 9,3	x_d=17,1	x_c=17,6	y_c=14,9	x_b=16,7	y_b= 4,1	z_b=15,
	c,d–3,4	x_4= 7,8	x_3= 9,9	y_3= 6,4	x_d= 0,9	y_d= 0,8	z_d= 8,4	x_4=12,9	x_3=17,3	y_3=10,0	x_d= 2,8	y_d=–0,5	z_d=14,
	3,4–5,6	x_6=34,8	x_5=34,8	y_5= 5,9	x_4=–4,0	y_4=–1,3	z_4= 5,1	x_6=60,5	x_5=60,5	y_5=13,0	x_4=–6,5	y_4=–1,0	z_4= 8,
	5,6–7,8	x_8=15,1	x_7=10,3	y_7= 4,4	x_6= 1,2	y_6= 0,2	z_6= 5,4	x_8=26,7	x_7=17,1	y_7= 9,5	x_6= 1,7	y_6= 0,1	z_6= 9,
	7,8–9,10	x_{10}=33,2	x_9=33,2	y_9= 3,6	x_8= 3,7	y_8=–1,9	z_8= 4,8	x_{10}=59,1	x_9=59,3	y_9= 6,9	x_8= 6,5	y_8=–2,0	z_8= 8,
4. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d=10,1	x_c=10,1	y_c= 8,6	x_b= 9,8	y_b= 2,5	z_b= 9,3	x_d=17,3	x_c=17,6	y_c=14,9	x_b=16,7	y_b= 3,9	z_b=12,
	c,d–3,4	x_4= 8,5	x_3= 9,6	y_3= 6,5	x_d= 0,5	y_d= 1,0	z_d= 8,5	x_4=15,1	x_3=17,6	y_3=11,6	x_d= 1,3	y_d= 1,0	z_d=14,
	3,4–5,6	x_6=35,6	x_5=35,7	y_5= 5,9	x_4=–2,7	y_4=–0,1	z_4= 5,9	x_6=68,4	x_5=69,5	y_5= 8,3	x_4=–4,1	y_4= 3,4	z_4=10,
	5,6–7,8	x_8=15,3	x_7=11,3	y_7= 4,6	x_6= 1,2	y_6= 0,5	z_6= 5,7	x_8=27,9	x_7=21,0	y_7= 7,5	x_6= 1,9	y_6= 0,2	z_6=10,
	7,8–9,10	x_{10}=35,5	x_9=35,3	y_9= 7,0	x_8= 3,0	y_8=–0,7	z_8= 5,0	x_{10}=67,7	x_9=68,5	y_9= 3,7	x_8= 5,3	y_8=–6,8	z_8= 5,
5. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d= 9,9	x_c= 9,2	y_c= 7,2	x_b= 9,7	y_b= 3,7	z_b= 9,6	x_d=19,0	x_c=18,6	y_c=12,8	x_b=21,4	y_b= 5,3	z_b=15,
	c,d–3,4	x_4= 9,0	x_3= 8,9	y_3= 6,1	x_d= 2,0	y_d= 2,0	z_d= 6,6	x_4=14,9	x_3=15,3	y_3=10,5	x_d= 3,5	y_d= 3,6	z_d=11,
	3,4–5,6	x_6=27,8	x_5=28,0	y_5= 5,8	x_4=–1,4	y_4= 2,3	z_4= 5,4	x_6=52,4	x_5=53,1	y_5= 8,0	x_4=–2,1	y_4= 4,1	z_4= 9,
	5,6–7,8	x_8=14,7	x_7=11,4	y_7= 3,7	x_6= 1,2	y_6= 0,3	z_6= 5,3	x_8=25,8	x_7=20,6	y_7= 6,8	x_6= 1,8	y_6= 0,9	z_6= 9,
	7,8–9,10	x_{10}=33,6	x_9=33,3	y_9= 2,5	x_8= 2,3	y_8= 1,2	z_8= 4,1	x_{10}=59,6	x_9=59,2	y_9= 4,8	x_8= 3,3	y_8= 1,7	z_8= 7,

Tabelle 21.

Winkel-Tabelle für *Palinurus vulgaris* Latr.

	Gelenkachsen	Nr. 1	Nr. 2	Mittelwerthe
1. Thoraxfuß.	*a,b* — *c,d*	97°	101°	99°
	c,d — 3,4	93°	87°	90°
	3,4 — 5,6	96°	94°	95°
	5,6 — 7,8	81°	83°	82°
	7,8 — 9,10	73°	83°	78°
2. Thoraxfuß.	*a,b* — *c,d*	96°	98°	97°
	c,d — 3,4	93°	89°	91°
	3,4 — 5,6	89°	86°	87,5°
	5,6 — 7,8	85°	78°	81,5°
	7,8 — 9,10	73°	76°	74,5°
3. Thoraxfuß.	*a,b* — *c,d*	98°	102°	100°
	c,d — 3,4	97°	93°	95°
	3,4 — 5,6	78°	83°	80,5°
	5,6 — 7,8	82°	82°	82°
	7,8 — 9,10	70°	78°	74°
4. Thoraxfuß.	*a,b* — *c,d*	100°	101°	100,5°
	c,d — 3,4	98°	95°	96,5°
	3,4 — 5,6	92°	100°	96°
	5,6 — 7,8	85°	83°	84°
	7,8 — 9,10	74°	69°	71,5°
5. Thoraxfuß.	*a,b* — *c,d*	100°	101°	100,5°
	c,d — 3,4	107°	107°	107°
	3,4 — 5,6	112°	109°	110,5°
	5,6 — 7,8	84°	87°	85,5°
	7,8 — 9,10	102°	100°	101°

8. Zur Lebensweise von *Callianassa subterranea* Leach.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass *Callianassa* durch die eigenthümliche Gestalt ihres Körpers und dessen Anhänge eine gesonderte Stellung selbst den verwandten Gattungen gegenüber einnimmt. Ich möchte hier nur einige biologische Beobachtungen mittheilen, die darauf hinweisen, dass die abweichende Form der Gliedmaßen als ein Resultat functioneller Anpassung zu deuten ist. Sämmtlichen Thoraxfüßen ist gemein, dass sie seitlich sehr stark plattgedrückt sind. Die letzten Glieder verhalten sich bei den verschiedenen Füßen folgendermaßen. Das 6. Glied des 5. Thoraxfußes (Taf. 4 Fig. 19) ist am Grunde schmäler, verbreitert sich dann etwas und läuft in einen kleinen Fortsatz aus, so dass mit dem größeren 7. Gliede eine Art Manus subcheliformis zu Stande kommt; das 7. Glied wie die distale Hälfte des 6. sind stark behaart und beborstet; letzteres hat eine Art Polster aus starken Borsten, die noch solche 2. Ordnung tragen, die übrigen Gebilde sind zarte, einfache Haare. Das 6. Glied des 4. Thoraxfußes ist am Grunde verbreitert und gegen das Ende hin schmäler, daran schließt sich ein klauenförmiges 7. Glied an, beide Glieder sind ähnlich behaart wie vorhin, auch hier besitzt das 6. Glied ein Polster mit Borsten verschiedener Art. Beim folgenden Thoraxfuße (3.) hat dieses Glied eine ganz eigenthümliche Gestalt: eine große geschweifte Platte, die ringsum am Rande und auf der Außenseite mit zum Theile sehr langen Haaren ausgestattet ist. Das 7. Glied ist klein und ebenfalls behaart. Die beiden Endglieder des 2. Thoraxfußes bilden eine Schere, die hier vorhandenen Haare sind gefiedert und theilweise in Gruppen angeordnet. Der rechte und linke 1. Thoraxfuß sind verschieden: während der rechte ein Scherenfuß ist, ähnlich wie der beschriebene 2. Thoraxfuß, hat der linke, ebenfalls eine Schere tragend, ungefähr folgende Form: auf das kleine Basalglied folgt das am Grunde sehr schmale, nach oben etwas breitere 2. + 3. Glied, dann das 4., und schließlich das sehr verbreiterte und kräftige 5. und 6. Glied, letzteres mit dem letzten eine Schere bildend. Ähnliche stark verbreiterte Glieder kommen beim 3. Kieferfuße vor, hier sind aber die 3 letzten Glieder klein und unansehnlich, während die beiden vorhergehenden stark entwickelt sind.

Alle diese eigenthümlichen Formverhältnisse sind ohne genauere Kenntnis der Lebensweise unverständlich.

Callianassa subterranea lebt mit *Gebia littoralis*, die Vieles mit

ihr gemein hat, der Brachyure *Thia polita*, einigen Polychäten, z. B. *Lumbriconereis*, und verschiedenen Mollusken, z. B. *Nassa mutabilis* und *Tapes aureus*, in der Nähe des Ufers eingegraben. In ungefähr 3 m Tiefe sieht man, dass der Boden, feiner Sand mit einer dünnen Schlammschicht bedeckt, viele Löcher hat, aus denen auch manchmal eine röthliche Schere hervorsieht. Die Löcher sind ziemlich tief und stehen in Verbindung mit nach allen Richtungen meist horizontal verlaufenden Canälen, Gallerien, in denen *Callianassa* lebt. Alles dies wurde an Ort und Stelle (Mergellina im Golf) beobachtet. Nimmt man einige *Callianassa* heraus und bringt sie mit ihrer ganzen Umgebung in ein Aquarium, so sieht man zunächst, dass die Augen durch die Lebensweise ganz rückgebildet sind; aus dem Halbschlafe erwachte Thiere schwimmen gegen einander, ohne sich zu sehen, weichen der fangenden Hand nicht aus und reagiren erst bei der Berührung. Merken sie, dass der Boden sandig ist, so beginnen sie sich einzugraben, und zwar mit allen Füßen, außer dem letzten Paare, mit dem der Körper während des Grabens gestützt wird; das Abdomen wird meist schräg, fast senkrecht nach oben gestellt, die Abdominalfüße sind in Bewegung, um das Eindringen in den Sand zu erleichtern. Ist das Loch groß genug, so wird das Abdomen umgeklappt und immer mit dem Kopf voran weiter gegraben. Zum Schutze gegen den einfallenden Sand wird der linke große Scherenfuß vorgehalten und der Weg gebahnt, während darunter her die übrigen Scheren den Sand ergreifen und die Sandkörner neben einander ordnen; zugleich wird die Wand mit dem flächenförmig verbreiterten vorletzten Gliede des 3. Fußes festgedrückt und ausgeglättet; damit der lose Sand zusammenhält, wird auch hier wie bei *Nika* ein Schleim abgesondert, wie sich an den zusammengeklebten Steinchen constatiren ließ. Ist das Loch noch ein Stück weiter gebaut worden, so sehen wir, wie das Thier sich immerfort herumdreht und dabei die Wände mit den verbreiterten und gewölbten glatten Endgliedern des rechten 1. Thoraxfußes abreibt; zugleich werden dabei die Glieder um das 6. Gelenk gegen einander bewegt, so dass die Wände fester und außerdem noch weiter werden. Die ähnliche Function besitzt auch die Ruderflosse, die nicht etwa des Schwimmens wegen, das ja nur selten vorkommt, so verbreitert ist; denn indem ihre Theile in der Höhle auf- und zugeklappt werden, wird die Wand erweitert und geglättet. Während des Bauens der Höhle musste ihr Eingang natürlich ziemlich groß sein; um ihn zu verkleinern und um gleichzeitig die Höhle

nicht dadurch vergrößern zu müssen, dass die gesammte darüber lastende Masse gehoben wird, bringt das Thier hauptsächlich mit den schaufelförmigen Gliedern der Kieferfüße Sand an den Anfang der Höhle und lädt ihn hier ab, wobei ihn die Scheren an die richtige Stelle bringen, während die Endglieder des 3. Fußes Alles wieder schön glätten und befestigen, damit nichts wieder in die Höhle zurückfällt. Die Bewegungen des Thieres in der Höhle sind sehr graciös und vorsichtig; jede Drehung des Körpers ist so, dass sie in keiner Weise dem Baue zum Schaden gelangt, sondern Alles geschieht äußerst zierlich.

Wir sehen in *Callianassa* einen großartigen Baumeister, der mit wenigen aber äußerst zweckmäßigen Apparaten es fertig bringt, in einem lockeren, feinkörnigen Boden, manchmal fast direct unter der Oberfläche eine geräumige Wohnung herzustellen, wobei ihm doch nur eine Schaufel (4. Thoraxfuß), Scheren oder Hände (2. u. 1.) und Apparate zum Glätten (3. u. 1.) mit etwas Schleim als Bindemittel zur Verfügung stehen.

B. Untersuchungen an Anomuren.

Pagurus striatus Latr.

Die äußerst interessante Lebensweise der Paguriden ist von so vielen Autoren beschrieben und untersucht worden, dass ich, da ich nichts Neues hinzuzufügen habe, mich direct zur morphologischen Betrachtung der Gliedmaßen wenden kann.

Über den Gelenkbau der Thoraxfüße ist Folgendes zu sagen. Die Körpergelenkverbindung unterscheidet sich dadurch von der der Astaciden, dass bei der inneren Verbindung *a* das 1. Glied keinen Zapfen trägt, sondern eine concave Fläche, die sich auf einer entsprechenden convexen bewegt, so dass hier die innere und äußere Verbindung auf dieselbe Weise zu Stande kommen. Das 6. Gelenk hat keine »Balken«, dagegen hat das 5. Glied 2 Zapfen mit convexen Flächen, die sich in 2 entsprechend gebauten Pfannen des folgenden Gliedes drehen. Auch bei der folgenden Gelenkverbindung besitzt das 6. Glied 2 convexe Flächen, die ganz nach außen abgeschlossen sind, und von denen die eine bei 10 noch eine Rinne trägt, in die andererseits eine Leiste passt; außerdem sind noch kleine Balken ausgebildet. — Die beiden folgenden Thoraxfußpaare, die als Gehfüße functioniren, sind sehr ähnlich gebaut; eine mangelhafte Flächenführung beim 6. Gelenk wird durch Balken-Bildung theilweise ausgeglichen. —

Von den rückgebildeten Thoraxfüßen ist zu erwähnen, dass das 7. Gelenk bei dem 4. Thoraxfuße unbestimmt ist; während die Muskulatur sich noch wie sonst ansetzt, fehlen andererseits Gelenkpunkt und Balken. Bei dem letzten Fuße, der, wie Fr. Müller pag. 150 beschrieben hat, als Putzfuß der Kiemenhöhle dient und demgemäß um alle Gelenke eine große Beweglichkeit besitzen muss, ist die 2. Gelenkverbindung unbestimmt. Nur einerseits (*d*) ist ein fester Gelenkpunkt entwickelt, während andererseits (*c*) eine mangelhafte Flächenführung vorhanden ist; zwischen den Flächen beider Glieder ist noch eine Gelenkhaut, so dass die Beweglichkeit ziemlich frei fast nach allen Seiten des Raumes stattfinden kann.

Wie schon lange bekannt, sind die 3 ersten Thoraxsegmente fest mit einander verbunden, während das 4. ein wenig und das letzte vollkommen beweglich mit dem vorhergehenden zusammenhängt, was eben durch die Lebensweise bedingt ist.

Über die Lage der Körpergelenkachsen zur Symmetrie-Ebene ist zu erwähnen, dass auch hier, wie bei *Homarus*, die 4 ersten Thoraxfüße in spitzen Winkeln dazu stehen, während die Achse des 5. Fußes einen rechten Winkel bildet.

Die Thoraxfüße, deren 4 erste Glieder ziemlich stark seitlich zusammengedrückt sind, besitzen, wie aus Tabelle 23 und 24 (unten pag. 123) hervorgeht, folgende Längenverhältnisse 7,0 : 7,5 : 8,0 : 2,5 : 3. Auf der rechten Seite würden sich 1. : 2. Thoraxfuß ungefähr wie 5,5 : 7,5 verhalten. Untersucht wurden 2 männliche Thiere mit den Maßzahlen:

Nr. 1	Cephalothorax	66,5 mm	lang	Abdomen 80 mm	lang
Nr. 2	-	32,5 mm	-	- 39 mm	- ,

mithin Nr. 1 = 146,5 mm und Nr. 2 = 71,5 mm lang, so dass sich beide wie 2 : 1 verhalten. Die beiden Tabellen 23 und 24 zeigen auch hier wieder, dass die Füße stärker gewachsen sind als der Körper, und zwar haben fast alle Glieder in gleichem Maße zugenommen. Die Längen der einzelnen Glieder der beiden als Gehfüße functionirenden Thoraxfüße verhalten sich beim 2. Fuß ungefähr wie 6 : 5 : 14 : 8 : 14 : 18, beim 3. Fuß wie 5,5 : 8 : 12 : 9 : 15 : 20.

Sehr auffallend ist das Verhalten des 2. + 3. Gliedes bei beiden Füßen. Beobachtet man einen *Pagurus*, so sieht man, dass während des Gehens der 2. Thoraxfuß gerade so viel aus dem Gehäuse hervorsieht, dass das 4. Gelenk außerhalb liegt; wenn nun, wie sonst, der 3. Fuß sich gerade wie der 2. verhielte, so käme das

Tabelle 22.

Wirkliche Maße für *Pagurus striatus* Latr. in mm.

Tetraëder-Seiten	1. Thoraxfuß		2. Thoraxfuß		3. Thoraxfuß		4. Thoraxfuß		5. Thoraxfuß	
	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2
a,b	16,9	7,2	17,2	7,4	15,3	7,3	11,7	5,2	10,0	4,9
a,c	18,9	7,8	16,1	7,2	12,5	6,3	8,9	4,1	9,3	4,5
a,d	14,3	6,1	14,3	6,7	13,8	6,6	8,1	3,5	7,5	4,0
b,c	13,6	5,9	9,1	4,0	8,4	3,4	8,0	3,5	8,0	3,7
b,d	10,3	4,5	11,4	4,9	11,5	5,0	7,8	3,3	7,5	3,3
c,d	12,9	5,7	9,0	3,8	10,7	4,6	5,7	2,1	6,3	2,7
c,3	16,8	7,7	12,7	5,7	18,3	8,4	11,7	5,1	10,0	4,5
c,4	12,3	5,7	9,5	4,5	19,5	9,2	10,0	4,3	9,8	4,6
d,3	17,5	8,0	11,2	5,2	14,2	6,8	10,6	4,7	12,5	5,6
d,4	13,3	6,3	10,0	4,7	17,6	8,2	8,0	4,1	13,4	6,2
3,4	15,9	7,6	11,0	5,1	12,6	5,7	5,7	2,3	5,5	2,4
3,5	24,4	11,0	28,0	13,2	24,5	10,9	11,7	5,3	15,3	6,8
3,6	19,8	9,0	29,7	13,6	26,8	12,0	11,2	5,0	14,9	6,6
4,5	29,7	13,4	32,0	15,0	27,5	12,7	10,4	4,7	14,2	6,0
4,6	26,7	12,7	33,9	15,4	29,8	13,5	10,0	4,5	13,4	5,8
5,6	16,0	6,8	9,7	3,7	9,5	3,8	4,1	1,5	3,6	1,3
5,7	19,6	8,6	18,1	7,7	20,0	8,8	6,5	2,3	9,2	3,9
5,8	25,7	11,3	20,7	8,8	23,3	10,0	9,9	4,0	10,1	4,7
6,7	25,7	11,2	18,5	8,1	20,0	9,1	6,3	2,5	9,8	3,9
6,8	24,2	11,0	21,3	9,5	23,8	10,5	9,4	4,1	10,5	4,6
7,8	26,9	12,5	11,1	4,7	13,7	5,7	5,8	2,6	3,9	2,0
7,9	36,9	16,5	30,9	14,8	32,7	15,7			11,7	
7,10	33,1	15,2	30,7	15,0	31,4	15,2			11,1	
8,9	30,9	14,2	29,0	13,8	30,2	15,1	5,2	2,2	11,5	5,2
8,10	31,0	14,1	28,3	14,0	28,3	14,2			11,1	
9,10	14,9	5,9	7,3	2,7	8,4	3,8			1,8	
9,11	29,4	13,1	42,1	18,3	45,6	20,3			5,3	
9,12	31,5	13,4							5,2	2,3
10,11	22,7	10,5	42,8	17,3	46,6	20,9	3,0	2,8	5,2	
10,12	24,5	10,9							4,9	

Tabelle 23.

Mittlere Längenwerthe der einzelnen Beinglieder in mm für *Pagurus striatus* Nr. 1.

Glieder	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
1.	14,6	13,7	12,0	8,3	8,4
2. + 3.	15,0	11,3	17,9	9,8	11,7
4.	25,5	30,9	27,1	10,8	14,3
5.	21,9	19,7	21,9	7,9	9,8
6.	33,9	29,6	30,5	5,2	11,4
7.	26,9	42,4	46,1	7,0	5,1
1.—7.	137,8	147,6	155,5	49,0	60,7

Tabelle 24.

Mittlere Längenwerthe der einzelnen Beinglieder in mm für *Pagurus striatus* Nr. 2.

Glieder	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
1.	6,1	6,0	5,6	3,7	3,9
2. + 3.	7,0	5,2	8,3	4,6	5,3
4.	11,8	14,3	12,2	4,9	6,3
5.	9,8	8,6	9,6	3,2	4,2
6.	15,3	14,4	14,9	2,2	5,2
7.	12,0	17,8	20,6	2,8	2,3
1.—7.	62,0	66,3	71,2	21,4	27,2

Tabelle 25.

Mittlere Längenwerthe der einzelnen Beinglieder in mm für *Pagurus Prideauxii.*

Glieder	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
1.	8,9	9,3	8,2	6,0	5,1
2 + 3.	8,9	7,2	11,7	7,2	7,3
4.	15,4	20,0	17,4	7,4	8,4
5.	11,4	12,3	13,3	5,2	5,7
6.	14,2	20,0	21,7	3,8	6,6
7.	13,2	24,3	28,8	4,1	3,5
1.—7.	72,0	93,1	101,1	33,7	36,6

Tabelle 26.

Koordinaten-Tabelle für *Pagurus striatus* Latr.

	Tetraëder	*Pagurus striatus* No. 1						*Pagurus striatus* Nr. 2					
1. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d =14,3	x_c =13,8	y_c =12,9	x_b =13,4	y_b = 3,3	z_b = 9,7	x_d = 6,1	x_c = 5,3	y_c =5,7	x_b = 5,6	y_b = 1,6	z_b = 4,2
	c,d–3,4	x_4 =12,3	x_3 = 7,3	y_3 =15,1	x_d = 5,7	y_d = 1,9	z_d =11,4	x_4 = 5,7	x_3 = 2,9	y_3 =7,1	x_d = 2,2	y_d = 1,0	z_d =5,1
	3,4–5,6	x_6 =19,8	x_5 =18,4	y_5 =16,0	x_4 =–1,7	y_4 = 0,8	z_4 =15,8	x_6 = 9,0	x_5 = 8,6	y_5 =6,8	x_4 =–1,2	y_4 = 1,4	z_4 = 7,3
	5,6–7,8	x_8 =25,7	x_7 = 6,2	y_7 =18,6	x_6 = 6,4	y_6 =–2,6	z_6 =14,1	x_8 =11,3	x_7 = 2,0	y_7 =8,3	x_6 = 2,3	y_6 =–0,9	z_6 = 6,3
	7,8–9,10	x_{10} =33,1	x_9 =33,8	y_9 =14,8	x_8 =12,9	y_8 = 8,7	z_8 =21,9	x_{10} =15,2	x_9 =15,4	y_9 =5,9	x_8 = 6,2	y_8 = 3,0	z_8 =10,4
2. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d =14,3	x_c =13,3	y_c = 9,0	x_b =12,9	y_b = 7,0	z_b = 8,9	x_d = 6,7	x_c = 6,1	y_c =3,8	x_b = 5,5	y_b = 3,0	z_b = 3,9
	c,d–3,4	x_4 = 9,5	x_3 = 6,8	y_3 =10,7	x_d = 3,7	y_d = 3,0	z_d = 7,6	x_4 = 4,5	x_3 = 2,9	y_3 =4,9	x_d = 1,4	y_d = 1,2	z_d = 3,3
	3,4–5,6	x_6 =29,7	x_5 =26,4	y_5 = 9,3	x_4 =–2,4	y_4 = 0,3	z_4 =10,7	x_6 =13,6	x_5 =12,7	y_5 =3,6	x_4 =–0,9	y_4 = 0	z_4 = 5,0
	5,6–7,8	x_8 =20,7	x_7 =15,3	y_7 = 9,6	x_6 = 1,6	y_6 = 1,5	z_6 = 9,4	x_8 = 8,8	x_7 = 6,5	y_7 =4,1	x_6 = 0	y_6 = 0,9	z_6 = 3,5
	7,8–9,10	x_{10} =30,8	x_9 =30,2	y_9 = 7,0	x_8 = 5,1	y_8 =–4,3	z_8 = 8,7	x_{10} =15,0	x_9 =14,5	y_9 =2,9	x_8 = 1,7	y_8 = 0,1	z_8 = 4,3
3. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d =13,8	x_c = 8,4	y_c = 9,2	x_b =10,5	y_b = 7,7	z_b = 8,0	x_d = 6,6	x_c = 4,7	y_c =4,2	x_b = 5,4	y_b = 3,6	z_b = 3,3
	c,d–3,4	x_4 =19,5	x_3 =14,2	y_3 =11,5	x_d = 4,7	y_d = 4,9	z_d = 8,3	x_4 = 9,2	x_3 = 6,6	y_3 =5,2	x_d = 2,0	y_d = 1,8	z_d = 3,7
	3,4–5,6	x_6 =26,8	x_5 =22,9	y_5 = 8,7	x_4 =–0,2	y_4 = 0,6	z_4 =12,5	x_6 =12,0	x_5 =10,3	y_5 =3,5	x_4 =–0,2	y_4 =–1,9	z_4 = 5,3
	5,6–7,8	x_8 =23,3	x_7 =16,2	y_7 =11,7	x_6 = 1,4	y_6 = 1,8	z_6 = 9,2	x_8 =10,0	x_7 = 7,2	y_7 =5,0	x_6 = 0,2	y_6 = 0,5	z_6 = 3,7
	7,8–9,10	x_{10} =31,4	x_9 =31,6	y_9 = 8,4	x_8 = 5,9	y_8 =–1,6	z_8 =12,2	x_{10} =15,2	x_9 =15,2	y_9 =4,3	x_8 = 2,0	y_8 =–0,7	z_8 = 5,2
4. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d = 8,1	x_c = 6,9	y_c = 5,6	x_b = 8,7	y_b = 2,8	z_b = 7,3						
	c,d–3,4	x_4 =10,0	x_3 =10,2	y_3 = 5,7	x_d = 3,3	y_d =–0,9	z_d = 4,5						
	3,4–5,6	x_6 =11,2	x_5 =10,9	y_5 = 4,2	x_4 = 2,5	y_4 = 0,7	z_4 = 5,0						
	5,6–7,8	x_8 = 9,9	x_7 = 5,3	y_7 = 3,7	x_6 = 1,3	y_6 = 0,6	z_6 = 3,8						
	7,8–9,10	x_{10} =											
5. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d = 7,5	x_c = 6,8	y_c = 6,3	x_b = 6,6	y_b = 2,5	z_b = 7,0						
	**c,d*–3,4	x_4 = 9,8	x_3 = 8,4	y_3 = 5,4	x_d =–2,2	y_d = 1,8	z_d =5,6*						
	**3,4–5,6	x_6 =14,9	x_5 =14,8	y_5 = 3,8	x_4 = 2,4	y_4 =–1,1	z_4 =4,8*						
	5,6–7,8	x_8 =10,1	x_7 = 8,4	y_7 = 3,7	x_6 = 0,2	y_6 =–0,3	z_6 = 3,6						
	7,8–9,10	x_{10} =11,1	x_9 =11,5	y_9 = 2,1	x_8 = 0,6	y_8 = 0,9	z_8 = 3,7						

* Diese Werthe können in Wirklichkeit den übrigen nicht gleich gesetzt werden, da das 2. Gelenk unbestimmt ist, vgl. oben pag. 121.

27. Tabelle.

Winkel-Tabelle für *Pagurus striatus* Latr.

	Gelenkachsen	Nr. 1	Nr. 2	Mittelwerthe
1. Thoraxfuß.	*a,b* — *c,d*	100°	104°	102°
	c,d — 3,4	89°	92°	90,5°
	3,4 — 5,6	94°	101°	97,5°
	5,6 — 7,8	68°	70°	69°
	7,8 — 9,10	110°	105°	107,5°
2. Thoraxfuß.	*a,b* — *c,d*	109°	108°	108,5°
	c,d — 3,4	103°	101°	102°
	3,4 — 5,6	96°	92°	94°
	5,6 — 7,8	93°	100°	96,5°
	7,8 — 9,10	81°	88°	84,5°
3. Thoraxfuß.	*a,b* — *c,d*	95°	99°	97°
	c,d — 3,4	104°	100°	102°
	3,4 — 5,6	93°	84°	88,5°
	5,6 — 7,8	95°	96°	95,5°
	7,8 — 9,10	84°	81°	82,5°
4. Thoraxfuß.	*a,b* — *c,d*	95°		95°
	c,d — 3,4	81°		81°
	3,4 — 5,6	96°		96°
	5,6 — 7,8	81°		81°
	7,8 — 9,10			
5. Thoraxfuß.	*a b* — *c,d*	101°		101°
	c,d — 3,4	112°[1]		112°[1]
	3,4 — 5,6	102°[1]		102°[1]
	5,6 — 7,8	83°		83°
	7,8 — 9,10	108°		108°

[1] Diese Werthe können den übrigen nicht gleich gesetzt werden, da in Wirklichkeit die 2. Gelenkverbindung unbestimmt ist (vgl. oben pag. 121).

4. Gelenk gar nicht zur Wirkung. Die Verlängerung des 2. + 3. Gliedes beim 3. Thoraxfuße finden wir auch bei den übrigen Paguriden, wie z. B. *Pagurus Prideauxii* (vgl. Tabelle 25) wieder.

Die verschiedene Function der Thoraxfüße wird wieder aufs deutlichste durch die Lagerung der einzelnen Gelenkachsen zu einander bei den Füßen gezeigt, wie aus Tabelle 27 (oben pag. 125) hervorgeht. Sehr ähnliche Werthe besitzen nur der 2. und 3. Thoraxfuß, der 1., 4. und 5. haben ganz charakteristische, aber von einander abweichende Werthe.

Endlich möchte ich noch darauf hinweisen, dass der Bauplan der Gehfüße bei *Pagurus* und *Palinurus* im Großen und Ganzen derselbe ist; nur das letzte Glied von *Pagurus* zeichnet sich durch eine besondere Länge aus:

	1.	2. + 3.	4.	5.	6.	7. Glied	
Palinurus	11,3;	11,1;	36,2;	12,8;	28,1;	11,9 mm	2. Thoraxfuß.
Pagurus	13,7;	11,3;	30,9;	19,7;	29,6;	42,4 mm	

C. Untersuchungen an Brachyuren.

Während bei allen bisher betrachteten Formen (*Pagurus* ausgenommen) das Abdomen einen Hauptfactor des Bewegungsapparates ausmachte, sei es als Träger der Abdominalfüße, die das Vorwärtsschwimmen ermöglichten, sei es als Träger der Schwanzflosse, durch die das Rückwärtsschwimmen zu Stande kam, so sehen wir bei den Brachyuren, dass das Abdomen rudimentär ist und als Bewegungsapparat gar nicht mehr in Betracht kommt. Es ist bei allen hierher gehörigen Formen kurz und ventralwärts eingeschlagen. Wenn wir früher beobachteten, dass mit der Höhe der Ausbildung des Schwimmvermögens eine seitlich zusammengedrückte Körpergestalt, die ein leichtes Durchschneiden des Wassers ermöglichte, verbunden war, so finden wir hier, dass gerade das entgegengesetzte Princip in Anwendung kommt: der Körper fast aller Brachyuren ist plattgedrückt, die Maße seiner drei Dimensionen stehen nicht mehr in dem großen Gegensatze zu einander wie bei den Macruren.

Tiefgreifende Unterschiede nehmen wir an dem inneren Skelette, dem Endophragmalsystem, wahr. Im Laufe unserer Untersuchungen haben wir gesehen, dass bei den Penäiden und Palämoniden die Lage der Körpergelenkachsen zu einander sehr gleichmäßig ist: es liegen fast durchweg sowohl die inneren als die äußeren Gelenkpunkte aller Füße oder wenigstens der 4 ersten in nahezu derselben Ebene,

außerdem liegen die Gelenkpunkte in annähernd gleichen oder von vorn nach hinten nur wenig zunehmenden Abständen von der Symmetrie-Ebene, und was die Hauptsache ist, die Winkel sämmtlicher Körpergelenkachsen mit der Symmetrie-Ebene sind spitz. Dieses Verhältnis wird bei den Homariden dadurch geändert, dass hier die 5. Körpergelenkachse eine ganz gesonderte Stellung einnimmt, indem sowohl die Lage der einzelnen Gelenkpunkte sich sehr verschoben hat, als auch die Achse selbst in einem rechten Winkel zur Symmetrie-Ebene steht; bei den Palinuriden (Loricaten) kommt noch hinzu, dass die Entfernung der Gelenkpunkte von der Symmetrie-Ebene durch die mächtige Ausbildung der Sternalregion von vorn nach hinten stark zunimmt mit Ausnahme des inneren Punktes (a) der 5. Körpergelenkachse.

Diese Reihe, die uns stufenweise von den typischen Schwimmern zu den Fußgängern leitet, beginnt mit einem schwach ausgebildeten, in den vorderen Segmenten noch beweglich gegliederten Endoskelett nebst wohl entwickeltem Abdomen mit Anhängen, die als Bewegungsorgane functioniren, und endigt mit einem kräftigen, einheitlichen und unbeweglichen Endoskelett, rückgebildetem Abdomen und für die Bewegung unthätigen Anhängen.

Bei der Besprechung des Endoskelettes und der Lage der Körpergelenkachsen der Brachyuren haben wir bei *Palinurus* anzuknüpfen, weil er mit den Brachyuren die verbreiterte Sternalregion und Einiges in der Art der Körpergelenkverbindung gemein hat. Während bei *Palinurus* das gesammte Sternum eine fast plane Fläche ist, so dass alle inneren Gelenkpunkte, außer dem letzten, in derselben Ebene liegen und eben so die äußeren, ferner, mit Ausnahme wieder des letzten inneren Punktes, alle übrigen in von vorn nach hinten zunehmenden Abständen von der Symmetrie-Ebene liegen, so finden wir bei allen typischen Brachyuren, dass das Gesammt-Sternum eine mehr oder minder gewölbte Fläche (mit der Maximalwölbung in der Mitte) besitzt, so dass hierdurch sämmtliche Punkte, weil mit den inneren die äußeren sich parallel verschieben, in verschiedene Ebenen zu liegen kommen; außerdem liegen die inneren Gelenkpunkte nicht in wachsenden Abständen von der Symmetrie-Ebene, sondern so, dass die 3 oder 2 ersten Punkte in von vorn nach hinten wachsenden, und die 2 resp. 3 letzten in wieder abnehmenden Entfernungen liegen.

Während also bei den Macruren die Veränderungen der Lagenverhältnisse der Körpergelenkachsen nur in Bezug auf eine Achse

hauptsächlich zu bestimmen waren (es genügte meist, die Lage zur Symmetrie-Ebene festzustellen), so ist bei den Brachyuren die Bestimmung der Lage zu den drei Ebenen (Achsen) des Raumes unerlässlich. So variabel die Formenmannigfaltigkeit der Brachyuren ist, so verschieden sind auch die Lagenverhältnisse ihrer Körpergelenkachsen.

Die Richtung der Füße im Allgemeinen wird von vorn herein durch die Lage der ersten Achse bestimmt; erst secundär ist dabei die Lage der übrigen Fußgelenkachsen zu einander maßgebend.

Im Laufe unserer Betrachtungen haben wir gefunden, dass bei *Penaeus* sämmtliche Thoraxfüße nach vorn gerichtet sind, die Körpergelenkachsen bilden spitze Winkel mit der Symmetrie-Ebene. Die Palämoniden verhalten sich ähnlich: das nach hinten gerichtete Knie des letzten Thoraxfußes von *Palaemon* ist, als Resultat functioneller Anpassung, secundär durch die Verschiebung der betreffenden Gelenkachsen entstanden. Bei den Homariden und Palinuriden sind die vier ersten Thoraxfüße stets nach vorn gerichtet, die dazu gehörigen Körpergelenkachsen bilden spitze Winkel mit der Symmetrie-Ebene, der fünfte Fuß ist dagegen nach hinten gerichtet und mit einem rechten oder gar kleinen stumpfen Winkel am Körper eingelenkt. Betrachten wir nun das wegen seiner geringen Höhe noch einfache Skelett von *Pachygrapsus marmoratus* Stimps. so finden wir, dass die inneren Gelenkpunkte ungefähr in den Abständen 7,5; 10; 11; 9,5 und 6,5 mm von der Symmetrie-Ebene liegen (in ähnlicher Weise liegen die äußeren Punkte); ihre Verbindungslinie ist demnach eine stark besonders nach hinten gebogene Curve, so dass aus dieser Betrachtungsweise sich allein schon ergiebt, dass die Richtung und das Verkehrsfeld der betreffenden Füße so sein müssen, dass der 1. direct nach vorn, der 2. schräg nach vorn, der 3. seitlich, der 4. schräg nach hinten und der 5. nach hinten gerichtet ist.

Dadurch, dass das Sternum bei *Pachygrapsus* nur wenig gebogen ist, bleiben die Lagenverhältnisse noch viel einfacher als bei den meisten übrigen Gruppen. Nehmen wir das Skelett einer *Maja*, oder gar eines *Portunus* oder einer *Eriphia*, so sehen wir das Sternum eine stark gebogene Curve bilden, wodurch die Gelenkpunkte in verschiedene Abstände zu einer horizontalen Ebene zu liegen kommen.

Die größten Achsenverschiebungen treffen wir bei den Notopoden, den Rückenfüßern, zu denen z. B. *Dorippe lanata* Bosc. gehört.

Ganz oberflächlich ausgedrückt können wir sagen, dass dort die 1. Achse in der Horizontal-Ebene ventral liegt, die beiden folgenden senkrecht dazu in der Vertical-Ebene und die beiden letzten wieder in der Horizontal-Ebene, aber dorsal.

Zur Gelenkmechanik. Als Untersuchungsmaterial dienten: *Eriphia spinifrons* Sav, *Portunus corrugatus* Leach, *Pachygrapsus marmoratus* Stimps, *Maja squinado* Latr. und *Dorippe lanata* Bosc.

Körkergelenk *a,b*. Eine allen Brachyuren zukommende typische Eigenschaft ist die, dass bei der inneren Körpergelenkverbindung immer echte Zapfen ausgebildet werden. Solche einfache, »frei aus der Fläche hervorragende Zapfen« (LANGER pag. 9) besitzt z. B. *Pachygrapsus*, sie haben die Form eines kleinen Knopfes, der sich in einer entsprechenden Pfanne dreht. Eine feinere Construction besitzt der Zapfen bei *Dorippe*, dort ist er zu einer kleinen Kugel umgeformt, und die Pfanne ist vollkommen nach außen geschlossen; während die äußere Verbindung bei den 3 ersten Thoraxfüßen die gewöhnliche ist, d. h. eine concave Fläche des 1. Gliedes gleitet auf einer entsprechenden convexen, so ist bei den beiden letzten Thoraxfüßen die äußere Verbindung genau wie die innere gebaut. Bei *Maja* trägt der große abgerundete Zapfen der inneren Verbindung nochmals ein kleines rund gedrehtes Knöpfchen, dem entsprechend besitzt auch die große Pfanne noch ein kleines Grübchen. Bei der äußeren Verbindung des 5. Thoraxfußes erhebt sich hinter der concaven Fläche des 1. Gliedes ein zapfenartiger Fortsatz, für den andererseits noch eine Höhle ausgebildet ist. Eine andere Modification, die zur Sicherheit des Gelenkganges beiträgt, finden wir bei *Eriphia* ausgebildet: der Zapfen hat eine ausgesprochene Falzleiste, die sich in einer entsprechenden Rinne der Pfanne bewegt.

Das 6. Gelenk (7,8) der Thoraxfüße 2—5. Bei *Maja* haben wir die schon oft erwähnte Flächenführung, zu deren Sicherung bei Punkt 7 ein Balken entwickelt ist. Bei *Portunus* trägt die glatte convexe Fläche des 5. Gliedes eine deutliche Leiste, die in einer Rinne der concaven Fläche des folgenden Gliedes läuft; auf der anderen Seite kommt die Verbindung durch eine kleine Pfanne des 5. Gliedes zu Stande, in der sich ein kleiner rundlicher Zapfen des folgenden Gliedes dreht. Balken fehlen. Sehr scharf ist der Gesammtbau dieser Gelenkverbindung beim 5. Thoraxfuße ausgesprochen. Ganz ähnlich verhalten sich *Eriphia*, *Pachygrapsus* und *Dorippe*, bei dem 4. und 5. Thoraxfuße von letzterer ist diese Verbindung unbestimmt, da das Skelet des 6. Gliedes gar nicht mit dem des vorher-

gehenden in Berührung kommt, sondern eine Gelenkhaut die Verbindung vermittelt, wodurch eine Bewegung in verschiedenen Ebenen möglich ist. Beuger und Strecker inseriren noch in typischer Weise.

Das 7. Gelenk (9,10) der Thoraxfüße 2—5. *Eriphia* besitzt auf der einen Seite (Punkt 10) einen Zapfen, der zugleich mit einem Balken verbunden ist, auf der anderen Seite trägt das 7. Glied eine concave Fläche, die auf einer convexen des vorhergehenden Gliedes läuft, von außen unsichtbar, weil von Skeletwülsten eingeschlossen. Ähnlich verhält sich *Maja* an den 4 ersten Thoraxfüßen, bei dem letzten ist jederseits Flächenführung. Eine Differenzirung dieser Verbindungsweise besteht bei *Portunus* darin, dass bei dem 2.—4. Thoraxfuße die concave Fläche des 7. Gliedes eine leichte Rinne trägt, in die eine Leiste des 6. Gliedes passt. Beim 5. Thoraxfuße ist bei 9 und 10 eine Flächenführung mit unvollkommener Einfalzung. Wie *Portunus* verhalten sich ähnlich *Pachygrapsus* und *Dorippe*.

Das 6. Gelenk (7,8) beim 1. Thoraxfuße (Scherenfuße). Diese Verbindung ist ein vollkommenes Zapfengelenk bei *Maja*, *Eriphia* und *Portunus*, von Langer für *Maja* (vgl. Fig. 3 *A* und *B*) abgebildet und auf pag. 9 so beschrieben worden: »Man bemerkt zunächst an diesem Gelenke, dass von den beiden Gliedern über die Achse weg Fortsätze abgesendet und damit zwei Gabeln erzeugt werden, von denen die des P_6 [6. Glied unserer Bezeichnung] über die des P_5 herübergreifen. Das Gelenk ist vollkommen symmetrisch geformt und eine Trennung der Glieder unmöglich ohne Abtragung der Fortsätze. Geschieht dies, so stößt man (Fig. 3 *A*) am Carpalgliede (P_5) beiderseits auf einen kurzen cylindrischen Zapfen, dessen freies Ende knopfförmig abgerundet ist und aus dem in der Bewegungsebene kreisförmig begrenzten Fortsatze axial hervorragt. Er erhebt sich aber nicht frei über die Wand des Gliedes, sondern liegt in der Grube einer lateralen Bucht des Integumentes. Die Fortsätze des Propoditegliedes (Fig. 3 *B*), gegen den Fortsatz von P_5 abgeflacht, tragen Grübchen, deren Grund dem Knopfe am Zapfen entsprechend erweitert ist. Es genügt daher nicht, um das Gelenk zu lösen, dasselbe durch einen Schnitt senkrecht auf die Achse zu theilen, es muss oft der Fortsatz des P_6 mit dem Grübchen zerbrochen werden, um eine Ansicht des unversehrten Zapfens zu bekommen.« Bei *Pachygrapsus* trägt das 6. Glied bei Punkt 7 eine Rinne, während das vorhergehende Glied eine entsprechende Leiste besitzt, und auf der anderen Seite hat das 6. Glied eine kleine Pfanne, in die ein rundlicher

Zapfen des vorhergehenden Gliedes passt. Letztere Verbindung besitzt auch *Dorippe*, während die andere Seite wie bei *Maja* gebaut ist.

Das 7. Gelenk (9,10) des Thoraxfußes. In dem Baue dieser Verbindung verhalten sich *Eriphia*, *Portunus*, *Pachygrapsus* und *Dorippe* sehr ähnlich: das 7. Glied trägt jederseits 2 convexe Flächen, die sich in von Skelettwülsten eingeschlossenen concaven Gruben bewegen. Auch *Maja* verhält sich ähnlich, hier entspringen auf jeder Seite noch Balken, die in der Mitte verschmelzen.

Als allgemein gültigen Satz kann man den aufstellen, dass bei den Brachyuren das Körpergelenk einen höheren Grad der Vollkommenheit besitzt als bei den Macruren, dadurch, dass sich auf der Innenseite echte, frei aus der Fläche hervorragende Zapfen befinden, die in mehr oder minder geschlossenen Pfannen eingelenkt sind. Wenn wir uns daran erinnern, welche Unterstützung den Macruren allein die sogenannte Ruderflosse gewährte, die gleichsam den Körper schwebend hielt, und gar die Schwanzfüße, die wenn sie auch allein, wie z. B. bei *Palinurus*, den Körper nicht mehr vorwärts bringen konnten, so doch den Beinen bei der Ortsveränderung bedeutend halfen, beide Organsysteme zusammen also einen großen Theil des Druckes, der auf die Beine und besonders auf das Körpergelenk wirkte, aufhoben, so ist die Deutung der Vervollkommnung dieser Gelenkverbindung bei den Brachyuren eben allein in der verstärkten Function zu suchen. Auf welche verschiedene Weise die Aufgabe der Constructionsverbesserung je nach der Lebensweise und Größe des betreffenden Thieres gelöst wird, haben wir vorhin gesehen: bei dem kleinen, flinken *Pachygrapsus* haben wir einfache Knöpfchen, bei der großen, langsam kletternden *Maja* ganz complicirte Zapfen. Einen Beweis dafür, wie secundär durch gesteigerte Druckbedingungen Gelenke umgebildet werden, giebt uns wieder *Dorippe*, die schwere Lasten mit den beiden letzten Fußpaaren festhält und mit sich herumschleppt: hier sind die beiden äußeren Gelenkverbindungen wie die inneren wohl entwickelte Zapfencharniere.

Die übrigen für die Bewegung besonders wichtigen Gelenke (2 und 5) sind unverändert, kleine Verschiedenheiten bestehen natürlich in der stärkeren oder schwächeren Ausbildung der Balken. Das 6. Gelenk ist bei den 4 letzten Thoraxfüßen durch Zapfen oder Falz und Leisten gesichert. Gelenkverbindungen, wie sie für das 7. Gelenk geschildert wurden, treffen wir auch bei *Palinurus* an.

Die einzelnen Ausbildungen der Gelenke beim 1. Thoraxfuße sind je nach der Aufgabe, die das Gelenk zu leisten hat, verschieden. So vollendet das Zapfencharnier (6. Gelenk) bei *Maja*, *Eriphia* u. a. auch ist, so erreicht es dennoch nicht die Sicherheit einer Falzcharnierverbindung, die wir beim Hummerscherenfuße (oben pag. 104) näher betrachteten, und die das beste Charniergelenk aller Crustaceen darstellt.

Die Muskulatur der Füße schließt sich im Allgemeinen der bei den Macruren beschriebenen an. Die Muskulatur des Körpergelenkes ist verhältnismäßig schwächer entwickelt als bei den Macruren, in Verbindung damit steht die beschränktere Beweglichkeit um dieses Gelenk; im Speciellen können jedoch nur genaue Untersuchungen der Muskeln auf Querschnitten und Längsschnitten definitiv entscheiden.

Eines steht fest und ist wichtig, dass bei einer Reihe von Brachyuren, zu denen u. a. *Eriphia* gehört, die Muskulatur des 4. Gelenkes (3,4) fast ganz rückgebildet ist, besonders am 1. Thoraxfuße, und dass die Sehnen, die bekanntlich hier am Skelette des 4. Gliedes selbst inseriren, die Tendenz zeigen, mit dem Skelette des 3. Gliedes zu verschmelzen.

Die Längenverhältnisse der Thoraxfüße und ihrer Glieder. Vgl. unten die Tabellen 28, 33, 38, 42, 47.

Zusammenstellung der Gesammtlängen der Thoraxfüße nach den Tabellen 29, 30, 34, 35, 39, 43, 44, 48.

Alle Werthe sind durch 10 getheilt.

	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
Pachygrapsus marmoratus . .	2,9	2,9	3,6	3,7	3,0
Eriphia spinifrons	12,0	9,3	9,6	9,7	8,7
Portunus corrugatus	8,7	7,4	7,8	7,7	6,4
Maja squinado	20,9	24,7	23,6	21,5	17,9
Dorippe lanata	3,8	9,0	9,8	4,2	3,4
Pachygrapsus marmoratus . .	3,9	3,9	4,6	4,9	4,1
Eriphia spinifrons	5,8	4,2	4,6	4,7	4,1
Maja squinado	27,9	28,7	27,2	24,4	21,1
Dorippe lanata	2,7	6,5	6,8	3,2	2,5

Aus der obigen Zusammenstellung geht wieder hervor, welchen großen Einfluss die gleiche oder verschiedene Lebensweise auf die Ausbildung der Bewegungsorgane besitzt. *Eriphia* und *Pachygrapsus*, gleich gewandte Läufer, stimmen vollständig in der Länge ihrer zum Gehen gebrauchten Beine überein. Eng schließt sich ihnen *Portunus* an. *Maja* dagegen, als typischer Vertreter der Oxyrhynchen oder, biologisch gesprochen, der ausschließlich langsam auf felsigem Grunde kletternden Brachyuren, zeigt ganz andere Verhältnisse, und noch mehr natürlich *Dorippe*.

Wie die ganzen Beine, so verhalten sich auch im Allgemeinen ihre Glieder. Welch große Gesetzmäßigkeit jedoch im Verhältnis der Glieder zu einander bei allen Decapoden mit sechsgliedrigen Beinen, die alle außer dem 1. Paare als Gehfüße gebraucht werden, besteht, geht aus einem Vergleiche hervor, den wir zwischen dem 2. Thoraxfuße von *Maja squin.* Nr. 2 (die wirklichen Werthe durch 3 getheilt), dem 5. Thoraxfuße von *Palinurus vulg.* Nr. 2 (die wirklichen Werthe durch 2 getheilt) und dem 4. Thoraxfuße von *Eriphia spinifrons* Nr. 1 anstellen wollen:

Glieder	*Palinurus*	*Maja*	*Eriphia*
1.	9,7	6,8	8,6
2. + 3.	8,8	8,1	9,9
4.	27,3	27,9	27,2
5.	11,8	14,2	14,5
6.	29,0	20,3	18,5
7.	10,6	18,2	18,9
1.—7.	97,2	95,5	97,6

Es verhalten sich Glied 1—5 und die Summe der beiden letzten Glieder gleich oder sehr ähnlich. Wir haben also gezeigt, dass bei dem normalen Gehfuße doch eine gewisse Gesetzmäßigkeit in der Ausbildung besteht, und geben ihr einen allgemeinen Ausdruck darin, dass wir sagen: Wenn wir die Gesammtlänge eines normalen sechsgliedrigen Decapoden-Gehfußes gleich 100 setzen, so verhält sich Glied:

1 : 2 + 3 : 4 : 5 : 6 : 7
wie 9 : 10 : 28 : 15 : 19 : 19.

Dass wir es mit keinem allgemeinen Gesetze zu thun haben, braucht kaum betont zu werden.

Die Lagenverhältnisse je zweier auf einander folgender Gelenkachsen. Hierzu vgl. Tabelle 32, 37, 41, 46 und 50.

Aus den in den Tabellen aufgezeichneten Resultaten gehen folgende Sätze hervor (wobei wir uns wohl bewusst sind, dass im einzelnen Falle ziemliche Abweichungen vorkommen, besonders bei Gelenkachse 3,4):

1) Je zwei auf einander folgende Gelenkachsen stehen bei allen zum Gehen gebrauchten Thoraxfüßen der Brachyuren nahezu in rechten Winkeln zu einander.

2) Die 1., 4. und 6. und die 2., 5. und 7. Gelenkachse sind einander nahezu parallel, jedoch so, dass die Excursionsrichtungen um die 1., 4. und 6. Achse dieselben sind, wonach ihre Wirkungsweise sich summirt und sie sich gegenseitig ersetzen können (was wir bei *Astacus* experimentell früher bewiesen haben), dass hingegen um die 2. und 5. Achse die Excursionsrichtung entgegengesetzt und um die 5. und 7. wieder gleich gerichtet ist, so dass die 2. und 5. Achse für die Ortsveränderung vollständig unentbehrlich sind (was auch früher bewiesen wurde).

3) Bei den als Scherenfüße functionirenden Thoraxfüßen ist die Lage der auf einander folgenden Gelenkachsen immer sehr verschieden (nach den Tabellen Schwankung zwischen 58°—137°).

Die Beweglichkeit um die einzelnen Gelenke. Wir haben früher bei *Astacus* nachgewiesen, dass bei der Bewegungsthätigkeit eines Gehfußes die Ortsveränderung hauptsächlich mit Hilfe des 1., 2. und 5. Gelenkes (letzteres wird noch vom 7. unterstützt) zu Stande kommt, und dass demgemäß die Excursionen um diese Gelenke, von denen das 1. das Bein von hinten nach vorn dreht, die beiden folgenden von unten nach oben und umgekehrt, größer sind, als um die übrigen Achsen, die wir als Nebengelenke bezeichneten. Auch bei den Brachyuren können wir ganz allgemein sagen, dass bei jedem zum Gehen gebrauchten Fuße die Excursionswinkel um das 1., 2. und 5. (7.) Gelenk sich durch ihre Größe von den übrigen auszeichnen; daran schließt sich das 6. Gelenk auch mit negativem und positivem Ausschlagswinkel an, und zuletzt kommt das 4. mit äußerst geringer (meist 15°) Beweglichkeit. Secundär werden jedoch durch Functionswechsel diese Verhältnisse oft verwischt. Fast nie würden sie auf einen Scherenfuß anzuwenden sein, denn hier werden oft gerade die Nebengelenke zu Hauptgelenken; darauf sind wir schon früher bei *Penaeus*, *Palaemon* u. a. zu sprechen gekommen. Aurivillius widmet in seiner schönen Arbeit über die Maskirung der oxyrhynchen Decapoden dem Scherenfuße, der eben als Modistin

functionirt, ein besonderes Kapitel (pag. 21 u. f.). Es ist gerade die 4. Gelenkachse, um die je nach der Function selbst beim Scherenfuße einmal die Beweglichkeit fast Null ist (*Eriphia*), ein anderes Mal ziemlich bedeutend (*Maja*). — Hervorheben möchte ich nur noch, dass der Excursionswinkel um die Körpergelenkachse des 5. Thoraxfußes bei den Brachyuren sich meist nicht durch eine besondere Größe auszeichnet wie bei den Macruren; bei *Eriphia* betragen die Werthe für den 1.—5. Thoraxfuß ungefähr 55° — 55° — 65° — 65° — 60°; der 5. Fuß ist eben hier den übrigen nicht mehr functionell entgegengestellt, sondern gleichgestellt.

Der Gang der Brachyuren. Zur näheren Untersuchung wurde *Eriphia spinifrons* genommen, die sich gleich gewandt innerhalb und, was für unseren Zweck sehr geeignet ist, außerhalb des Wassers bewegt. Aus einer Reihe von Beobachtungen ergab sich Folgendes:

1) Die häufigste Gangart ist die schräg nach der Seite.
2) Während des Ganges ist der 2.—5. Thoraxfuß in Thätigkeit, und zwar so, dass auf einer Seite der 2., 5., 3. und 4. Fuß nach einander wirken (2 und 5 kommen auch oft in demselben Zeitmoment zur Thätigkeit).
3) Mit dem 2. und 5. Fuß der einen Seite sind der 3. und 4. der anderen, und mit dem 3. und 4. der 2. und 5. zusammen thätig.
4) Nach ihrer Wirkungsweise sind die Thoraxfüße einer Seite immer Zieher und die der anderen Seite Schieber. (Auch Demoor.)

Tafel 5 Fig. 20 zeigt uns die Gangspuren einer *Eriphia*, deren Cephalothorax 31 mm breit und 23 mm lang war. Wenn wir die Entfernung messen, um die das Thier nach Vollendung eines abgeschlossenen Bewegungsactes vorwärts gekommen ist, und mit der Breite des Körpers vergleichen, so ergiebt sich, dass sie $1^2/_3$ mal weiter gekommen, als sie breit ist.

Demoor, der zuerst den Gang der Brachyuren untersucht hat, und ich finden, dass die vorher beschriebene Reihenfolge der Füße beim Gehen nicht überall gleich, ja noch nicht einmal bei ein und derselben Form constant ist.

Demoor sagt in seinen Conclusions générales (pag. 498): »Chez les Crustacés, on trouve des espèces à marche postéro-antérieure et des formes à marche latérale. Les premières présentent des locomotions (hexapode ou octopode) entièrement semblables à celles des Insectes et des Arachnides. Les secondes ont des membres qui sont

indifféremment des agents de traction ou des moyens de propulsion. Aucune différenciation anatomique, aucune constance fonctionelle ne caractérise ces différents appendices; le système mécanique est octopode.« Der erste Satz ist nicht richtig, weil, wie wir schon bei *Astacus* (pag. 416) zeigten, ohne Kenntnis von DEMOOR's Arbeit zu haben, dass dieses Thier ganz gut auch rückwärts gehen kann, indem wie bei den Krabben die Thoraxfüße einer Seite als Zieher und die der anderen Seite als Schieber thätig sind. Dasselbe fanden wir später auch bei *Palaemon*, *Lysmata*, *Nika* u. a. bestätigt. Der 2. Satz hat keine volle Gültigkeit, weil es Gruppen giebt, die Tetrapoden sind: *Penaeus* und Verwandte. Ferner ist der Ausdruck »le système mécanique est octopode« nicht einwurfsfrei, da unter den Seitwärtsgängern z. B. *Dromia* und *Dorippe* Tetrapoden sind, und *Homola* ein Hexapode ist. DEMOOR giebt ferner an (pag. 486) »une seule articulation [bei Homarus] possède un mouvement variable au point de vue du plan; c'est l'articulation du corps avec le coxopodite. Et c'est la latitude laissée aux oscillations de la première et de la deuxième articulation qui permet à la patte de certains Crustacés d'agir en faveur d'une marche postéro-antérieure. Cette variabilité n'existe pas chez le Crabe; de là sa marche latérale.« Nimmt man einen lebenden Hummer zur Hand, so kann man sich davon überzeugen, dass das Körpergelenk ein echtes Charniergelenk ist, das exact nur in einer Ebene Bewegung zulässt. Bei einem todten Thiere dagegen wird man die Angaben DEMOOR's bestätigen können, weil die innere Gelenkverbindung, wie wir wissen, nicht die Eigenschaften eines echten Zapfengelenkes besitzt: die Gelenkpfanne ist nicht geschlossen. Hinfällig wird jedoch die ganze Sache, wenn wir einen Loricaten, z. B. *Palinurus*, betrachten: da haben wir schon früher gezeigt, dass der Zapfen der inneren Verbindung in einer Pfanne articulirt, die nur Raum für ihn giebt, wie bei den Brachyuren, und dass da eine Unsicherheit der Führung ganz ausgeschlossen ist. Auch der Satz (pag. 496): »Nous avons dit antérieurement que l'insertion des pattes près de la ligne axiale est nécessaire pour la marche postéro-antérieure« wird einfach durch die Thatsache widerlegt, dass bei *Palinurus*, einem typischen Vertreter für diese Gangart, die Körpergelenkpunkte, wie öfter hervorgehoben, in stark wachsenden Abständen von der »ligne axiale« liegen.

Der Seitwärts-Gang der Brachyuren ist von vorn herein schon durch die Körpergestalt bedingt: die Breite ist meist die Hauptdimension, und der Cephalothorax ist auf der Breitseite kielförmig

zugespitzt. Was ist natürlicher, als dass die Bewegung in dieser Richtung geschieht? Die Vorderseite bietet dem Medium den größten Widerstand, die Breitseite den geringsten. Und dann, wie sind die wirkenden Kräfte vertheilt? Eine Kraft wirkt schräg nach vorn (2. Thoraxfuß), eine direct seitlich (3. Thoraxfuß), eine schräg nach hinten (4. Thoraxfuß) und eine fast direct nach hinten (5. Thoraxfuß). Stellen wir uns nun einfach das Parallelogramm der Kräfte dar, so ergiebt sich uns die Hauptresultante als eine schräge seitwärts nach vorn resp. hinten gerichtete Linie. Nebenstehende Fig. 4 stellt

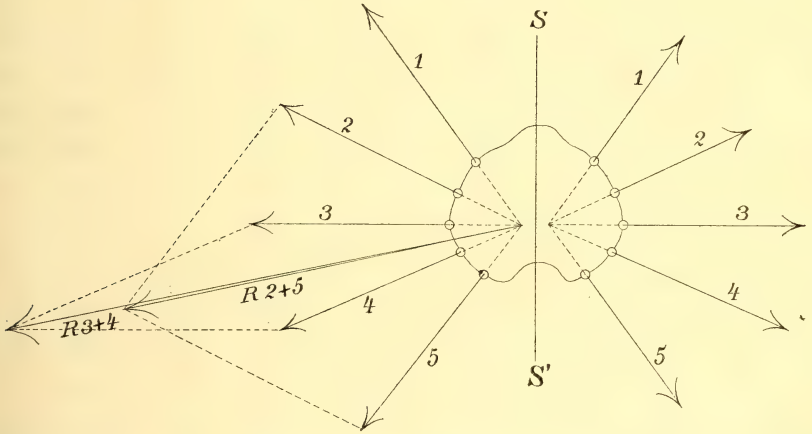


Fig. 4. Schema der Angriffspunkte und Wirkungsweise der Thorax-Gehfüße bei *Pachygrapsus*.

schematisch die Verhältnisse bei *Pachygrapsus marmoratus* dar. Die inneren Gelenkpunkte des 1.—5. Thoraxfußes sind durch kleine Kreise angedeutet und in wahren Entfernungen von der Symmetrie-Ebene SS' angebracht. Die Hauptresultirende würde zwischen $R\,2+5$ und $R\,3+4$ verlaufen, schräg seitwärts.

Wenn einzelne von diesen Kräften fehlen, z. B. die nach hinten wirkenden, so muss der Vorwärtsgang möglich sein; in der That sehen wir, dass *Dorippe* lange Strecken in der Richtung nach vorwärts zurücklegen kann. — Mag es an dieser Stelle genügen, auf die Hauptpunkte hingewiesen zu haben.

Tabelle 28.

Wirkliche Maße für *Pachygrapsus marmoratus* Stimps. in mm.

Tetraëder-Seiten	*Pachygrapsus* Nr. 1. ♀ Cephalothorax 24,4 mm lang, 28,4 mm breit, Abdomen 21,3 mm lang					*Pachygrapsus* Nr. 2. ♀ Cephalothorax 18,6 mm lang, 20,9 mm breit, Abdomen 13,9 mm lang				
	1. Thoraxf.	2. Thoraxf.	3. Thoraxf.	4. Thoraxf.	5. Thoraxf.	1. Thoraxf.	2. Thoraxf.	3. Thoraxf.	4. Thoraxf.	5. Thoraxf.
a,b	5,0	5,4	6,1	6,0	5,5	3,6	3,9	4,5	4,6	4,2
a,c	4,1	4,6	5,0	5,2	4,9	2,9	3,4	4,0	4,0	3,7
a,d	4,0	4,9	5,2	4,8	3,7	3,1	3,5	3,9	3,6	3,0
b,c	4,5	3,6	3,6	3,5	3,1	3,3	2,4	2,6	2,5	2,4
b,d	3,0	3,6	3,9	3,8	3,1	2,1	2,5	2,9	2,7	2,4
c,d	4,9	3,8	3,9	3,9	3,8	3,4	2,7	2,9	2,8	2,6
*c,*3	4,8	5,7	5,8	5,8	5,1	3,5	4,1	4,4	4,2	3,5
*c,*4	1,9	2,8	3,0	3,2	3,0	1,3	1,9	2,4	2,3	2,0
*d,*3	6,0	5,1	5,0	5,2	5,3	4,3	3,6	3,7	3,7	3,7
*d,*4	4,8	2,9	2,9	3,4	4,1	3,3	2,0	2,0	2,4	2,7
3,4	4,8	4,1	4,2	4,1	3,9	3,1	3,1	2,8	2,8	2,8
3,5	7,9	9,8	12,7	13,4	11,1	5,9	7,4	10,1	10,4	8,7
3,6	6,8	10,0	12,6	13,4	11,0	5,1	7,4	10,1	10,3	8,7
4,5	10,8	12,1	14,8	15,1	12,0	7,9	9,1	11,4	11,5	9,2
4,6	9,4	12,5	14,9	15,1	11,9	6,9	9,3	11,5	11,4	9,2
5,6	6,8	3,3	3,2	3,1	2,5	4,7	2,4	2,4	2,2	1,8
5,7	1,8	5,4	6,4	6,9	5,1	1,3	3,8	4,9	5,0	3,6
5,8	7,2	6,7	8,1	9,2	8,2	5,1	4,7	6,3	6,7	5,9
6,7	5,9	4,8	6,2	6,7	5,3	4,3	3,4	4,7	4,8	3,8
6,8	7,1	6,6	8,1	9,1	8,0	5,0	4,7	6,2	6,7	5,7
7,8	5,7	3,9	4,3	4,5	4,5	4,0	2,9	3,2	3,4	3,4
7,9	10,4	8,5	10,7	11,9	9,5	7,7	6,4	8,7	9,3	7,0
7,10	10,0	8,3	10,5	11,8	9,6	7,2	6,2	8,6	9,2	7,0
8,9	6,5	7,3	8,9	9,7	7,1	4,8	5,7	7,2	7,6	5,4
8,10	7,2	7,1	8,7	9,6	7,3	5,4	5,6	7,1	7,6	5,4
9,10	3,3	1,7	1,6	1,7	1,5	2,2	1,2	1,2	1,1	1,0
9,11	10,0	5,9	7,3	7,8	6,5	7,3	4,6	5,7	5,9	4,9
9,12	10,1					7,5				
10,11	9,6	5,8	7,2	7,4	6,7	6,9	4,6	5,8	5,9	5,0
10,12	9,5					6,8				

Tabelle 29.

Mittlere Längenwerthe der einzelnen Beinglieder in mm für *Pachygrapsus* Nr. 1.

Glieder	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
1.	3,5	4,1	4,4	4,5	4,0
2. + 3.	4,8	4,3	4,3	4,6	4,6
4.	8,6	11,1	13,8	14,2	11,5
5.	4,4	6,0	7,2	8,0	6,5
6.	8,8	7,8	9,7	10,7	8,4
7.	9,8	5,8	7,2	7,6	6,6
1.—7.	39,9	39,1	46,6	49,6	41,6

Tabelle 30.

Mittlere Längenwerthe der einzelnen Beinglieder in mm für *Pachygrapsus* Nr. 2.

Glieder	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
1.	2,5	2,9	3,4	3,3	3,0
2. + 3.	3,4	3,0	3,2	3,3	3,1
4.	6,4	8,3	10,8	10,9	8,9
5.	3,1	4,2	5,5	5,8	4,6
6.	6,5	6,0	7,9	8,4	6,2
7.	7,1	4,6	5,7	5,9	4,9
1.—7.	29,0	29,0	36,5	37,6	30,7

Tabelle 31.

Koordinaten-Tabelle für *Pachygrapsus marmoratus* Stimps.

	Tetraëder	*Pachygrapsus* Nr. 1										*Pachygrapsus* Nr. 2									
1. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d= 4,0	x_c= 1,1	y_c= 3,9	x_b= 4,0	y_b= 1,5	z_b= 2,6					x_d= 3,1	x_c= 0,3	y_c= 2,8	x_b= 2,9	y_b= 1,5	z_b= 1,5				
	*c,d–*3.4	x_4= 1,9	x_3= 0,9	y_3= 4,7	x_d= 1,2	y_d= 0,9	z_d= 4,6					x_4= 1,3	x_3= 1,6	y_3= 3,1	x_d= 0,9	y_d= 0,3	z_d= 3,2				
	3,4–5,6	x_6= 6,8	x_5= 4,5	y_5= 6,4	x_4=–1,4	y_4=–1,4	z_4= 4,3					x_6= 5,1	x_5= 3,7	y_5= 4,6	x_4=–1,1	y_4=–1,0	z_4= 2,7				
	5,6–7,8	x_8= 7,2	x_7= 1,4	y_7= 1,1	x_6= 3,3	y_6= 2,4	z_6= 2,4					x_8= 5,1	x_7= 1,1	y_7= 0,7	x_6= 2,2	y_6= 0,3	z_6= 4,1				
	7,8–9,10	x_{10}=10,0	x_9= 9,7	y_9= 4,2	x_8= 4,0	y_8= 3,4	z_8= 2,1					x_{10}= 7,2	x_9= 7,3	y_9= 2,4	x_8= 2,6	y_8= 2,9	z_8= 0,9				
2. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d= 4,9	x_c= 3,1	y_c= 3,4	x_b= 4,1	y_b= 1,7	z_b= 3,0					x_d= 3,5	x_c= 2,3	y_c= 2,5	x_b= 3,0	y_b= 1,4	z_b= 2,0				
	*c,d–*3,4	x_4= 2,8	x_3= 4,2	y_3= 3,8	x_d= 2,4	y_d=0,04	z_d= 2,9					x_4= 1,9	x_3= 2,8	y_3= 2,9	x_d= 1,8	y_d= 0,8	z_d= 1,8				
	3,4–5,6	x_6=10,0	x_5= 9,2	y_5= 3,4	x_4=–1,9	y_4= 0,3	z_4= 3,6					x_6= 7,4	x_5= 7,0	y_5= 2,4	x_4=–1,4	y_4= 0,2	z_4= 2,7				
	5,6–7,8	x_8= 6,7	x_7= 4,3	y_7= 3,2	x_6= 0,9	y_6= 1,4	z_6= 2,8					x_8= 4,7	x_7= 2,9	y_7= 2,4	x_6= 0,6	y_6= 1,0	z_6= 2,0				
	7,8–9,10	x_{10}= 8,3	x_9= 8,3	y_9= 1,8	x_8= 2,0	y_8= 0,2	z_8= 3,3					x_{10}= 6,2	x_9= 6,2	y_9= 1,6	x_8= 1,2	y_8= 0,2	z_8= 2,5				
3. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d= 5,2	x_c= 3,5	y_c= 3,5	x_b= 4,7	y_b= 2,2	z_b= 3,2					x_d= 3,9	x_c= 2,9	y_c= 2,7	x_b= 3,4	y_b= 1,7	z_b= 2,4				
	*c,d–*3,4	x_4= 3,0	x_3= 4,1	y_3= 4,1	x_d= 2,6	y_d= 0,3	z_d= 2,8					x_4= 2,4	x_3= 3,6	y_3= 2,5	x_d= 2,1	y_d=–0,2	z_d= 2,0				
	3,4–5,6	x_6=12,6	x_5=12,2	y_5= 3,5	x_4=–1,8	y_4= 0,5	z_4= 3,7					x_6=10,1	x_5= 9,8	y_5= 2,4	x_4=–1,1	y_4= 0,2	z_4= 2,5				
	5,6–7,8	x_8= 8,1	x_7= 5,4	y_7= 3,4	x_6= 0,6	y_6= 0,8	z_6= 3,0					x_8= 6,3	x_7= 4,2	y_7= 2,5	x_6= 0,5	y_6= 0,5	z_6= 2,2				
	7,8–9,10	x_{10}=10,5	x_9=10,0	y_9= 3,8	x_8= 2,5	y_8= 0,4	z_8= 3,4					x_{10}= 8,6	x_9= 8,4	y_9= 2,2	x_8= 1,9	y_8= 0,4	z_8= 2,5				
4. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d= 4,8	x_c= 3,6	y_c= 3,7	x_b= 4,7	y_b= 2,2	z_b= 3,0					x_d= 3,6	x_e= 2,9	y_c= 2,7	x_b= 3,7	y_b= 1,6	z_b= 2,2				
	*c,d–*3,4	x_4= 3,2	x_3= 4,2	y_3= 4,0	x_d= 2,1	y_d= 0,5	z_d= 3,2					x_4= 2,3	x_3= 3,2	y_3= 2,7	x_d= 1,5	y_d= 0,3	z_d= 2,3				
	3,4–5,6	x_6=13,4	x_5=13,0	y_5= 3,2	x_4=–1,1	y_4=–0,5	z_4= 3,9					x_6=10,3	x_5=10,0	y_5= 2,8	x_4=–0,7	y_4=–0,2	z_4= 2,6				
	5,6–7,8	x_8= 9,2	x_7= 6,0	y_7= 3,4	x_6= 0,6	y_6= 0,7	z_6= 2,9					x_8= 6,7	x_7= 4,3	y_7= 2,5	x_6= 0,3	y_6= 0,6	z_6= 2,0				
	7,8–9,10	x_{10}=11,8	x_9=11,7	y_9= 2,1	x_8= 2,8	y_8= 0,4	z_8= 3,5					x_{10}= 9,2	x_9= 9,2	y_9= 1,3	x_8= 2,0	y_8= 0,6	z_8= 2,4				
5. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d= 3,7	x_c= 3,1	y_c= 3,8	x_b= 4,6	y_b= 2,1	z_b= 2,1					x_d= 3,0	x_c= 2,6	y_c= 2,6	x_b= 3,4	y_b= 1,4	z_b= 2,0				
	*c,d–*3,4	x_4= 3,0	x_3= 3,3	y_3= 3,8	x_d= 1,1	y_d= 0,5	z_d= 3,6					x_4= 2,0	x_3= 2,1	y_3= 2,8	x_d= 0,8	y_d= 0,3	z_d= 2,4				
	3,4–5,6	x_6=11,0	x_5=10,8	y_5= 2,5	x_4=–0,2	y_4=–0,1	z_4= 3,8					x_6= 8,7	x_5= 8,5	y_5= 1,8	x_4=–0,06	y_4=–0,08	z_4= 2,8				
	5,6–7,8	x_8= 8,2	x_7= 4,4	y_7= 2,5	x_6= 0,5	y_6=–0,2	z_6= 2,4					x_8= 5,9	x_7= 3,0	y_7= 1,9	x_6= 0,4	y_6=–0,3	z_6= 1,7				
	7,8–9,10	x_{10}= 9,6	x_9= 9,3	y_9= 1,9	x_8= 3,0	y_8= 1,0	z_8= 3,2					x_{10}= 7,0	x_9= 6,9	y_9= 1,1	x_8= 2,2	y_8= 0,4	z_8= 2,5				

Tabelle 32.

Winkel-Tabelle für *Pachygrapsus marmoratus* Stimps.

	Gelenkachsen	Nr. 1	Nr. 2	Mittelwerthe
1. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	76°	76°	76°
	c,d — 3,4	98°	98°	98°
	3,4 — 5,6	79°	78°	78,5°
	5,6 — 7,8	65°	63°	64,5°
	7,8 — 9,10	135°	139°	137°
2. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	85°	89°	87°
	c,d — 3,4	103°	103°	103°
	3,4 — 5,6	101°	99°	100°
	5,6 — 7,8	101°	101°	101°
	7,8 — 9,10	93°	97°	95°
3. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	91°	96°	93,5
	c,d — 3,4	104°	104°	104°
	3,4 — 5,6	101°	98°	99,5°
	5,6 — 7,8	96°	93°	94,5°
	7,8 — 9,10	95°	99°	97°
4. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	96°	98°	97°
	c,d — 3,4	105°	108°	106,5°
	3,4 — 5,6	84°	87°	85,5
	5,6 — 7,8	92°	97°	94,5
	7,8 — 9,10	96°	103°	99,5
5. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	105°	103°	104°
	c,d — 3,4	100°	97°	98,5°
	3,4 — 5,6	88°	88°	88°
	5,6 — 7,8	76°	70°	73°
	7,8 — 9,10	98°	93°	95,5°

Tabelle 33.

Wirkliche Maße für *Eriphia spinifrons* Sav. in mm.

Tetraëder-Seiten	*Eriphia spinifrons* Nr. 1. ♂ Cephalothorax 51,3 mm lang, 71,3 mm breit Abdomen 34,3 mm lang					*Eriphia spinifrons* Nr. 2. ♀ Cephalothorax 25,0 mm lang, 34,6 mm breit Abdomen 18,9 mm lang				
	1. Thoraxf.	2. Thoraxf.	3. Thoraxf.	4. Thoraxf.	5. Thoraxf.	1. Thoraxf.	2. Thoraxf.	3. Thoraxf.	4. Thoraxf.	5. Thoraxf.
a,b	14,7	12,0	12,2	12,3	12,5	6,5	5,5	5,7	5,6	5,7
a,c	13,2	10,8	11,3	11,3	11,9	6,0	4,7	4,9	5,0	5,2
a,d	12,7	10,3	10,5	10,2	9,1	5,7	4,5	4,6	4,5	4,0
b,c	14,1	8,5	8,6	8,4	8,2	6,4	3,6	3,8	3,6	3,8
b,d	8,5	5,5	5,5	6,0	7,8	3,6	2,4	2,8	2,7	3,6
c,d	16,2	9,2	8,9	9,2	9,2	7,3	3,8	3,9	4,0	4,1
*c,*3	13,9	11,7	11,1	11,8	11,1	5,8	5,4	5,3	5,3	5,4
*c,*4	5,3	4,7	5,1	5,7	5,9	2,5	2,5	2,4	2,4	2,8
*d,*3	16,1	11,9	11,6	12,3	12,5	7,0	5,6	5,7	5,9	6,2
*d,*4	15,8	8,0	7,5	8,0	8,3	7,1	3,4	3,7	3,7	4,1
3,4	15,5	9,3	9,2	9,3	8,5	6,5	4,1	4,4	4,4	4,1
3,5	25,6	23,6	25,5	25,7	22,4	12,0	10,4	11,5	11,5	10,6
3,6	23,2	22,3	24,5	24,3	21,3	10,7	10,0	11,1	11,2	10,1
4,5	28,8	28,7	29,9	29,3	24,3	13,0	12,5	13,6	13,5	11,7
4,6	24,0	27,8	29,3	28,7	23,6	10,9	12,3	13,4	13,4	11,4
5,6	24,1	7,3	7,3	7,0	6,7	11,4	3,0	2,8	2,8	2,8
5,7	4,1	12,0	12,5	12,1	10,3	2,4	5,5	5,8	5,5	4,8
5,8	24,4	16,4	16,9	16,9	16,2	11,8	7,5	7,8	7,9	7,5
6,7	26,0	12,1	12,4	12,1	10,4	13,3	5,5	5,7	5,5	4,8
6,8	26,9	16,2	16,5	16,9	15,8	13,1	7,3	7,8	7,8	7,3
7,8	22,2	9,2	9,3	9,2	9,2	11,0	3,9	4,0	4,0	4,0
7,9	33,2	19,1	20,1	20,5	18,6	18,0	8,9	10,0	10,1	8,8
7,10	33,2	19,0	19,7	20,0	18,7	17,5	8,8	9,5	9,7	9,0
8,9	21,0	15,9	16,8	16,9	14,0	11,7	7,5	8,2	8,3	6,8
8,10	20,9	15,6	16,2	16,5	14,5	10,7	7,3	8,0	8,1	7,0
9,10	10,7	5,2	5,1	5,0	3,9	6,1	2,1	2,2	2,2	1,7
9,11	29,6	18,0	18,5	18,8	15,5	14,1	9,0	10,0	10,4	7,6
9,12	29,8					13,9				
10,11	26,2	18,4	18,9	19,1	15,2	13,2	9,1	10,1	11,0	7,7
10,12	26,7					13,6				

Tabelle 34.

Mittlere Längenwerthe der einzelnen Beinglieder in mm für *Eriphia* Nr. 1.

Glieder	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
1.	10,8	8,1	8,4	8,6	9,8
2. + 3.	14,8	9,8	9,3	9,9	9,7
4.	24,8	25,7	27,4	27,2	23,0
5.	15,5	14,1	14,5	14,5	13,0
6.	27,0	17,3	18,1	18,5	16,5
7.	27,9	18,2	18,7	18,9	15,3
1.—7.	120,8	93,2	96,4	97,6	87,3

Tabelle 35.

Mittlere Längenwerthe der einzelnen Beinglieder in mm für *Eriphia* Nr. 2.

Glieder	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
1.	4,8	3,5	3,8	3,8	4,4
2. + 3.	6,4	4,4	4,5	4,5	4,7
4.	11,4	11,3	12,4	12,4	11,0
5.	7,7	6,4	6,8	6,6	6,0
6.	14,3	8,1	9,0	9,1	7,9
7.	13,6	9,0	10,0	10,7	7,6
1.—7.	58,2	42,7	46,5	47,1	41,6

Tabelle 36.

Koordinaten-Tabelle für *Eriphia spinifrons* Sav.

	Tetraëder	*Eriphia* Nr. 1						*Eriphia* Nr. 2					
1. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d=12,7	x_c= 2,8	y_c=12,9	x_b=12,0	y_b= 4,9	z_b= 6,9	x_d= 5,7	x_c= 1,3	y_c= 5,8	x_b= 5,4	y_b= 1,9	z_b= 3,0
	c,d–3,4	x_4= 5,3	x_3=–1,7	y_3=13,8	x_d= 3,8	y_d= 7,5	z_d=14,3	x_4= 2,5	x_3=–0,4	y_3= 5,7	x_d= 1,8	y_d= 3,3	z_d= 6,2
	3,4–5,6	x_6=23,2	x_5=13,2	y_5=21,9	x_4= 4,3	y_4=–1,1	z_4=14,8	x_6=10,7	x_5= 6,0	y_5=10,4	x_4= 1,7	y_4=–0,1	z_4= 6,2
	5,6–7,8	x_8=24,6	x_7= 2,6	y_7= 3,5	x_6= 8,6	y_6=20,2	z_6= 9,9	x_8=11,8	x_7= 1,0	y_7= 2,1	x_6= 4,1	y_6=–11,8	z_6=–5,1
	7,8–9,10	x_{10}=33,2	x_9=31,4	y_9=10,7	x_8=17,4	y_8= 2,7	z_8=13,5	x_{10}=17,5	x_9=16,9	y_9= 6,2	x_8= 8,9	y_8= 0,5	z_8= 6,4
2. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d=10,3	x_c= 6,7	y_c= 8,4	x_b=10,0	y_b= 3,1	z_b= 5,8	x_d= 4,5	x_c= 3,1	y_c= 3,5	x_b= 4,9	y_b= 1,2	z_b= 2,2
	c,d–3,4	x_4= 4,7	x_3= 7,7	y_3= 8,8	x_d= 4,5	y_d= 0,5	z_d= 8,0	x_4= 2,5	x_3= 3,7	y_3= 3,9	x_d= 1,8	y_d=–0,1	z_d= 3,3
	3,4–5,6	x_6=22,3	x_5=22,4	y_5= 7,4	x_4=–4,2	y_4= 0,5	z_4= 8,2	x_6=10,0	x_5= 9,9	y_5= 3,1	x_4=–1,7	y_4= 0,3	z_4= 3,7
	5,6–7,8	x_8=16,4	x_7=10,0	y_7= 6,6	x_6= 1,8	y_6= 1,0	z_6= 7,0	x_8= 7,5	x_7= 4,7	y_7= 2,8	x_6= 0,6	y_6= 0,4	z_6= 2,9
	7,8–9,10	x_{10}=19,0	x_9=18,3	y_9= 5,4	x_8= 5,3	y_8= 0,1	z_8= 7,5	x_{10}= 8,8	x_9= 8,6	y_9= 2,3	x_8= 2,2	y_8=0,08	z_8= 3,2
3. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d=10,5	x_c= 7,5	y_c= 8,4	x_b=10,9	y_b= 2,2	z_b= 5,0	x_d= 4,6	x_c= 3,2	y_c= 3,7	x_b= 4,9	y_b= 1,4	z_b= 2,5
	c,d–3,4	x_4= 5,1	x_3= 6,3	y_3= 9,1	x_d= 4,8	y_d= 0,3	z_d= 7,4	x_4= 2,4	x_3= 3,0	y_3= 4,3	x_d= 1,5	y_d= 0,1	z_d= 3,6
	3,4–5,6	x_6=24,5	x_5=24,4	y_5= 7,4	x_4=–3,5	y_4= 0,7	z_4= 8,4	x_6=11,1	x_5=11,1	y_5= 3,0	x_4=–1,6	y_4= 0,3	z_4= 4,0
	5,6–7,8	x_8=16,8	x_7=10,3	y_7= 7,1	x_6= 1,7	y_6= 1,4	z_6= 6,9	x_8= 7,8	x_7= 5,0	y_7= 2,9	x_6= 0,5	y_6= 0,6	z_6= 2,6
	7,8–9,10	x_{10}=19,7	x_9=19,4	y_9= 5,2	x_8= 2,7	y_8= 0,8	z_8= 8,8	x_{10}= 9,5	x_9= 9,5	y_9= 2,4	x_8= 2,2	y_8= 0,6	z_8= 3,2
4. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d=10,2	x_c= 7,2	y_c= 8,7	x_b=10,0	y_b= 3,6	z_b= 6,1	x_d= 4,5	x_c= 3,2	y_c= 3,8	x_b= 4,9	y_b= 1,5	z_b= 2,2
	c,d–3,4	x_4= 5,7	x_3= 7,4	y_3= 9,2	x_d= 4,6	y_d= 0,2	z_d= 7,9	x_4= 2,4	x_3= 3,0	y_3= 4,3	x_d= 1,6	y_d=–0,1	z_d= 3,6
	3,4–5,6	x_6=24,3	x_5=24,4	y_5= 7,0	x_4=–3,0	y_4= 1,3	z_4= 8,7	x_6=11,2	x_5=11,1	y_5= 3,0	x_4=–1,5	y_4= 0,4	z_4= 4,1
	5,6–7,8	x_8=16,9	x_7=10,2	y_7= 6,5	x_6= 1,4	y_6= 1,5	z_6= 6,6	x_8= 7,9	x_7= 4,8	y_7= 2,7	x_6= 0,5	y_6= 0,4	z_6= 2,7
	7,8–9,10	x_{10}=20,0	x_9=19,7	y_9= 5,7	x_8= 5,3	y_8= 0,9	z_8= 7,4	x_{10}= 9,7	x_9= 9,7	y_9= 2,4	x_8= 2,2	y_8= 0,8	z_8= 3,2
5. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d= 9,1	x_c= 7,6	y_c= 9,1	x_b= 9,7	y_b= 4,5	z_b= 6,4	x_d= 4,0	x_c= 3,2	y_c= 4,1	x_b= 4,4	y_b= 2,0	z_b= 3,0
	c,d–3,4	x_4= 5,9	x_3= 7,2	y_3= 8,4	x_d= 4,2	y_d=–0,5	z_d= 8,1	x_4= 2,8	x_3= 3,6	y_3= 4,0	x_d= 1,4	y_d=–0,3	z_d= 3,8
	3,4–5,6	x_6=21,3	x_5=21,3	y_5= 6,9	x_4=–0,7	y_4= 1,0	z_4= 8,4	x_6=10,1	x_5=10,2	y_5= 2,8	x_4=–0,5	y_4= 0,5	z_4= 4,0
	5,6–7,8	x_8=16,2	x_7= 8,7	y_7= 5,5	x_6= 1,7	y_6= 1,1	z_6= 6,3	x_8= 7,5	x_7= 4,2	y_7= 2,3	x_6= 0,7	y_6= 0,3	z_6= 2,6
	7,8–9,10	x_{10}=18,7	x_9=18,1	y_9= 4,3	x_8= 6,0	y_8= 2,0	z_8= 6,6	x_{10}= 9,0	x_9= 8,6	y_9= 1,8	x_8= 2,6	y_8= 0,6	z_8= 2,9

Tabelle 37.

Winkel-Tabelle für *Eriphia spinifrons* Sav.

	Gelenkachsen	Nr. 1	Nr. 2	Mittelwerthe
1. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	76°	74°	75°
	c,d — 3,4	108°	107°	107,5°
	3,4 — 5,6	80°	82°	81°
	5,6 — 7,8	74°	79°	76,5°
	7,8 — 9,10	87°	88°	87,5°
2. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	84°	82°	83°
	c,d — 3,4	103°	96°	99,5°
	3,4 — 5,6	93°	95°	94°
	5,6 — 7,8	85°	86°	85,5°
	7,8 — 9,10	86°	88°	87°
3. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	82°	85°	83,5°
	c,d — 3,4	97°	95°	96°
	3,4 — 5,6	95°	95°	95°
	5,6 — 7,8	89°	93°	91°
	7,8 — 9,10	95°	99°	97°
4. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	91°	88°	89,5°
	c,d — 3,4	97°	92°	94,5°
	3,4 — 5,6	98°	96°	97°
	5,6 — 7,8	91°	86°	88,5°
	7,8 — 9,10	95°	103°	99°
5. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	104°	102°	103°
	c,d — 3,4	91°	89°	90°
	3,4 — 5,6	97°	97°	97°
	5,6 — 7,8	83°	82°	82,5°
	7,8 — 9,10	98°	91°	94,5°

Tabelle 38.

Wirkliche Maße in mm für *Portunus corrugatus* Leach.

Tetraëder-Seiten	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
a,*b*	9,9	9,0	9,1	9,4	9,6
a,*c*	8,6	7,3	7,8	8,6	9,1
a,*d*	8,5	7,5	7,7	7,8	7,6
b,*c*	8,2	5,0	4,8	4,7	5,4
b,*d*	4,8	3,9	3,9	3,9	4,7
c,*d*	9,7	5,5	5,5	5,8	6,8
c,3	9,0	7,8	8,0	8,0	7,3
c,4	3,6	3,3	3,7	4,2	4,6
d,3	11,8	8,1	7,8	7,8	8,4
d,4	9,1	5,0	5,1	5,5	6,9
3,4	9,2	6,2	6,1	6,2	6,3
3,5	21,6	18,0	20,1	19,5	15,0
3,6	18,6	17,8	19,8	19,1	14,4
4,5	26,1	21,6	22,8	21,5	13,9
4,6	23,3	21,4	22,5	21,2	13,7
5,6	13,0	4,7	4,5	4,4	4,4
5,7	3,2	8,4	8,7	8,5	7,2
5,8	15,8	12,7	13,2	13,1	9,3
6,7	12,9	8,2	8,6	8,3	6,3
6,8	17,2	12,2	13,1	12,8	8,4
7,8	13,4	6,4	6,7	6,9	6,0
7,9	25,1	14,7	16,0	15,6	13,0
7,10	23,9	14,5	15,6	15,3	12,8
8,9	14,7	11,6	12,5	12,1	9,9
8,10	15,6	11,2	12,0	11,8	9,7
9,10	8,1	3,2	3,1	3,1	2,5
9,11	19,7	19,6	20,7	20,6	17,6
9,12	20,4				
10,11	18,1	19,2	20,2	20,1	17,4
10,12	20,1				

Tabelle 39.

Mittlere Längenwerthe der einzelnen Beinglieder in mm für *Portunus corrugatus* Leach.

Glieder	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
1.	6,7	5,6	5,8	6,2	6,9
2. + 3.	9,0	6,4	6,5	6,7	7,1
4.	22,4	19,7	21,3	20,3	14,3
5.	10,2	10,3	10,9	10,6	7,8
6.	20,3	12,9	14,0	13,7	11,3
7.	18,9	19,4	20,4	20,3	17,5
1.—7.	87,5	74,3	78,9	77,8	64,9

Tabelle 40.

Koordinaten-Tabelle für *Portunus corrugatus* Leach.

	Tetraëder									
1. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d= 8,5	x_c= 3,0	y_c= 8,0	x_b= 8,6	y_b= 3,2	z_b= 3,7			
	*c,d–*3,4	x_4= 3,6	x_3= 1,3	y_3= 8,9	x_d= 3,3	y_d= 1,3	z_d= 9,0			
	3,4–5,6	x_6=18,6	x_5=17,3	y_5=12,9	x_4=–3,0	y_4=–1,0	z_4= 8,6			
	5,6–7,8	x_8=15,8	x_7= 2,5	y_7= 2,0	x_6= 3,8	y_6=–1,5	z_6=12,3			
	7,8–9,10	x_{10}=23,9	x_9=23,7	y_9= 8,2	x_8=10,6	y_8= 5,4	z_8= 6,2			
2. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d= 7,5	x_c= 5,2	y_c= 5,1	x_b= 8,1	y_b= 2,4	z_b= 3,1			
	*c,d–*3,4	x_4= 3,3	x_3= 5,0	y_3= 6,0	x_d= 2,4	y_d= 0,1	z_d= 4,9			
	3,4–5,6	x_6=17,8	x_5=17,3	y_5= 5,0	x_4=–2,8	y_4=–0,6	z_4= 5,4			
	5,6–7,8	x_8=12,7	x_7= 7,5	y_7= 3,8	x_6= 1,3	y_6= 0,8	z_6= 4,4			
	7,8–9,10	x_{10}=14,5	x_9=14,3	y_9= 3,4	x_8= 4,3	y_8=-0,07	z_8= 5,9			
3. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d= 7,7	x_c= 5,8	y_c= 5,2	x_b= 8,2	y_b= 2,4	z_b= 3,1			
	*c,d–*3,4	x_4= 3,7	x_3= 5,4	y_3= 5,9	x_d= 2,4	y_d= 0,6	z_d= 5,8			
	3,4–5,6	x_6=19,8	x_5=19,5	y_5= 4,8	x_4=–1,9	y_4=–0,5	z_4= 5,7			
	5,6–7,8	x_8=13,2	x_7= 7,7	y_7= 4,0	x_6= 0,8	y_6= 1,0	z_6= 4,3			
	7,8–9,10	x_{10}=15,6	x_9=15,6	y_9= 3,5	x_8= 4,6	y_8= 0,1	z_8= 4,8			
4. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d= 7,8	x_c= 6,4	y_c= 5,7	x_b= 8,5	y_b= 2,7	z_b= 2,9			
	*c,d–*3,4	x_4= 4,2	x_3= 5,1	y_3= 6,1	x_d= 2,5	y_d= 0,8	z_d= 5,1			
	3,4–5,6	x_6=19,1	x_5=19,0	y_5= 4,3	x_4=–1,2	y_4= 0,1	z_4= 6,0			
	5,6–7,8	x_8=13,1	x_7= 7,5	y_7= 4,0	x_6= 1,0	y_6= 0,9	z_6= 4,2			
	7,8–9,10	x_{10}=15,3	x_9=15,2	y_9= 3,5	x_8= 4,6	y_8= 0,6	z_8= 5,0			
5. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d= 7,6	x_c= 6,2	y_c= 6,6	x_b= 8,4	y_b= 3,0	z_b= 3,5			
	*c,d–*3,4	x_4= 4,6	x_3= 3,7	y_3= 6,3	x_d= 2,1	y_d= 1,0	z_d= 6,4			
	3,4–5,6	x_6=14,4	x_5=14,3	y_5= 4,5	x_4= 2,0	y_4= 1,5	z_4= 5,7			
	5,6–7,8	x_8= 9,3	x_7= 5,5	y_7= 4,6	x_6= 1,3	y_6= 1,8	z_6= 3,8			
	7,8–9,10	x_{10}=12,8	x_9=12,7	y_9= 2,7	x_8= 4,1	y_8= 0,4	z_8= 4,3			

Tabelle 41.

Winkel-Tabelle für *Portunus corrugatus* Leach.

	Gelenkachsen	
1. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	77°
	*c,d–*3,4	93°
	3,4–5,6	86°
	5,6–7,8	72°
	7,8–9,10	113°
2. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	82°
	*c,d–*3,4	98°
	3,4–5,6	86°
	5,6–7,8	83°
	7,8–9,10	89°
3. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	86°
	*c,d–*3,4	103°
	3,4–5,6	86°
	5,6–7,8	88°
	7,8–9,10	91°
4. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	94°
	*c,d–*3,4	102°
	3,4–5,6	92°
	5,6–7,8	86°
	7,8–9,10	94°
5. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	98°
	*c,d–*3,4	96°
	3,4–5,6	103°
	5,6–7,8	97°
	7,8–9,10	93°

Tabelle 42.

Wirkliche Maße für *Maja squinado* Latr. in mm.

Tetraëder-Seiten	1. Thoraxfuß		2. Thoraxfuß		3. Thoraxfuß		4. Thoraxfuß		5. Thoraxfuß	
	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2
a,b	24,8	28,3	26,1	27,6	24,9	26,9	23,3	25,1	20,5	21,8
a,c	24,6	27,3	23,8	25,5	22,6	23,8	20,0	21,1	16,0	16,4
a,d	21,2	24,5	21,2	23,2	19,9	22,0	18,2	20,2	15,6	17,0
b,c	23,8	25,1	20,9	21,8	19,8	19,8	18,1	19,0	17,5	18,0
b,d	16,4	18,8	14,8	15,4	14,4	14,8	13,6	14,0	14,6	15,1
c,d	27,7	30,1	21,2	21,4	20,6	21,0	19,4	19,6	17,3	18,0
c,3	36,0	41,6	27,4	29,6	25,4	28,2	24,2	26,1	21,6	23,8
,4	9,1	10,3	14,4	16,5	14,4	14,7	14,0	15,4	12,5	13,5
d,3	41,9	49,7	28,3	31,2	26,2	28,9	24,5	27,3	22,0	25,4
d,4	27,2	31,2	17,4	19,4	17,0	18,3	16,4	18,0	14,9	16,6
3,4	29,0	34,2	17,8	19,5	15,7	19,5	14,3	15,6	12,8	13,9
3,5	30,0	42,6	62,2	77,7	60,5	73,2	55,0	66,0	46,2	55,7
3,6	25,6	37,1	62,3	76,6	61,9	73,6	57,4	67,8	47,8	57,1
4,5	56,2	71,3	75,0	91,6	70,1	85,4	61,8	74,0	51,4	60,8
4,6	53,6	67,3	74,8	90,2	71,1	85,5	63,8	74,9	52,7	61,7
5,6	19,9	25,2	20,5	22,4	19,4	21,1	17,9	19,6	15,9	17,1
5,7	31,0	39,8	34,5	38,9	32,0	36,9	28,6	34,0	23,9	28,9
5,8	39,8	51,8	39,3	45,3	37,3	42,8	34,0	39,9	29,6	34,3
6,7	41,0	54,0	36,0	40,9	33,4	38,7	30,0	34,7	25,3	30,0
6,8	44,9	58,2	40,8	46,6	38,9	44,7	35,1	40,4	30,4	35,5
7,8	15,8	21,6	13,3	15,0	13,4	14,5	12,9	14,4	12,1	13,0
7,9	46,5	70,2	53,4	64,6	51,4	61,2	46,0	54,8	37,1	44,6
7,10	46,0	69,5	52,2	63,4	51,0	60,2	45,3	53,5	37,2	43,9
8,9	42,4	64,8	49,2	58,7	45,8	55,0	40,9	48,8	32,1	39,2
8,10	41,7	64,2	48,3	57,6	45,5	54,4	40,2	47,7	32,6	38,4
9,10	7,0	11,6	10,0	11,6	9,7	10,8	9,0	10,9	7,4	8,3
9,11	33,5	49,0	48,2	53,8	47,2	50,9	43,1	45,3	39,0	42,4
9,12	33,2	48,1								
10,11	32,7	48,3	49,9	55,9	48,1	52,6	44,7	47,7	40,1	43,2
10,12	32,4	47,1								

Tabelle 43.

Mittlere Längenwerthe der Beinglieder in mm für *Maja* Nr. 1

Glieder	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
1.	20,5	19,3	18,5	16,8	15,3
2. + 3.	31,6	22,4	21,2	20,3	18,2
4.	41,8	68,5	65,8	59,4	49,4
5.	37,9	37,6	35,4	31,8	27,1
6.	44,1	50,8	48,4	43,1	34,8
7.	33,1	49,0	47,6	43,8	34,5
1.—7.	209,0	247,6	236,9	215,2	179,3

Tabelle 44.

Mittlere Längenwerthe der Beinglieder in mm für *Maja* Nr. 2.

Glieder	1. Thoraxfuß	2. Thoraxfuß	3. Thoraxfuß	4. Thoraxfuß	5. Thoraxfuß
1.	23,0	20,4	19,3	17,5	15,7
2. + 3.	36,4	24,5	23,2	22,0	20,3
4.	54,9	83,9	79,3	70,4	58,7
5.	49,0	42,7	40,8	37,2	32,2
6.	67,2	61,1	57,8	51,2	41,5
7.	48,6	54,8	51,7	46,5	42,8
1.—7.	279,1	287,4	272,1	244,8	211,2

Tabelle 45.

Koordinaten-Tabelle für *Maja squinado* Latr.

	Tetraëder	*Maja* Nr. 1						*Maja* Nr. 2					
1. Thoraxfuß	$a,b-c,d$	$x_d=21{,}2$	$x_c=6{,}7$	$y_c=23{,}6$	$x_b=18{,}7$	$y_b=8{,}4$	$z_b=13{,}9$	$x_d=24{,}5$	$x_c=8{,}9$	$y_c=25{,}8$	$x_b=21{,}3$	$y_b=10{,}3$	$z_b=15{,}5$
	$c,d-3,4$	$x_4=9{,}1$	$x_3=29{,}5$	$y_3=20{,}6$	$x_d=6{,}0$	$y_d=-1{,}1$	$z_d=27{,}0$	$x_4=10{,}3$	$x_3=32{,}3$	$y_3=26{,}2$	$x_d=1{,}8$	$y_d=0{,}9$	$z_d=30{,}0$
	$3,4-5,6$	$x_6=25{,}6$	$x_5=22{,}6$	$y_5=19{,}7$	$x_4=-26{,}8$	$y_4=-5{,}2$	$z_4=9{,}7$	$x_6=37{,}1$	$x_5=34{,}4$	$y_5=25{,}1$	$x_4=-26{,}7$	$y_4=-5{,}2$	$z_4=20{,}7$
	$5,6-7,8$	$x_8=39{,}8$	$x_7=28{,}8$	$y_7=11{,}4$	$x_6=-{,}04$	$y_6=-13{,}5$	$z_6=14{,}6$	$x_8=51{,}8$	$x_7=36{,}8$	$y_7=15{,}1$	$x_6=-0{,}6$	$y_6=-21{,}4$	$z_6=13{,}3$
	$7,8-9,10$	$x_{10}=46{,}0$	$x_9=45{,}9$	$y_9=7{,}4$	$x_8=6{,}8$	$y_8=-0{,}7$	$z_8=14{,}2$	$x_{10}=69{,}5$	$x_9=69{,}2$	$y_9=11{,}8$	$x_8=8{,}4$	$y_8=1{,}3$	$z_8=19{,}8$
2. Thoraxfuß	$a,b-c,d$	$x_d=21{,}2$	$x_c=13{,}3$	$y_c=19{,}7$	$x_b=21{,}5$	$y_b=6{,}0$	$z_b=13{,}5$	$x_d=23{,}2$	$x_c=15{,}7$	$y_c=20{,}0$	$x_b=22{,}9$	$y_b=5{,}3$	$z_b=14{,}4$
	$c,d-3,4$	$x_4=14{,}4$	$x_3=22{,}2$	$y_3=16{,}0$	$x_d=12{,}2$	$y_d=-4{,}5$	$z_d=16{,}7$	$x_4=16{,}5$	$x_3=23{,}2$	$y_3=18{,}3$	$x_d=10{,}7$	$y_d=-3{,}7$	$z_d=18{,}1$
	$3,4-5,6$	$x_6=62{,}3$	$x_5=59{,}7$	$y_5=17{,}4$	$x_4=-11{,}2$	$y_4=-2{,}9$	$z_4=13{,}5$	$x_6=76{,}6$	$x_5=74{,}5$	$y_5=22{,}0$	$x_4=-12{,}3$	$y_4=-3{,}2$	$z_4=10{,}8$
	$5,6-7,8$	$x_8=39{,}3$	$x_7=32{,}5$	$y_7=11{,}5$	$x_6=3{,}8$	$y_6=2{,}8$	$z_6=19{,}9$	$x_8=45{,}3$	$x_7=36{,}8$	$y_7=12{,}6$	$x_6=4{,}2$	$y_6=1{,}3$	$z_6=21{,}9$
	$7,8-9,10$	$x_{10}=52{,}2$	$x_9=52{,}7$	$y_9=8{,}6$	$x_8=5{,}4$	$y_8=2{,}2$	$z_8=11{,}9$	$x_{10}=63{,}4$	$x_9=63{,}9$	$y_9=9{,}4$	$x_8=7{,}3$	$y_8=0{,}9$	$z_8=13{,}1$
3. Thoraxfuß	$a,b-c,d$	$x_d=19{,}9$	$x_c=12{,}1$	$y_c=19{,}0$	$x_b=20{,}3$	$y_b=6{,}5$	$z_b=12{,}8$	$x_d=22{,}0$	$x_c=13{,}8$	$y_c=19{,}3$	$x_b=22{,}4$	$y_b=7{,}1$	$z_b=13{,}0$
	$c,d-3,4$	$x_4=14{,}4$	$x_3=21{,}4$	$y_3=13{,}6$	$x_d=11{,}9$	$y_d=-4{,}7$	$z_d=16{,}1$	$x_4=14{,}7$	$x_3=21{,}4$	$y_3=18{,}3$	$x_d=10{,}9$	$y_d=-1{,}7$	$z_d=17{,}8$
	$3,4-5,6$	$x_6=61{,}9$	$x_5=57{,}4$	$y_5=19{,}1$	$x_4=-7{,}8$	$y_4=-2{,}9$	$z_4=13{,}3$	$x_6=73{,}6$	$x_5=70{,}2$	$y_5=20{,}7$	$x_4=-10{,}2$	$y_4=-3{,}0$	$z_4=16{,}3$
	$5,6-7,8$	$x_8=37{,}3$	$x_7=29{,}9$	$y_7=11{,}4$	$x_6=3{,}4$	$y_6=3{,}5$	$z_6=18{,}7$	$x_8=42{,}8$	$x_7=34{,}8$	$y_7=12{,}2$	$x_6=3{,}2$	$y_6=3{,}4$	$z_6=20{,}5$
	$7,8-9,10$	$x_{10}=51{,}0$	$x_9=50{,}4$	$y_9=10{,}0$	$x_8=6{,}9$	$y_8=2{,}6$	$z_8=11{,}1$	$x_{10}=60{,}2$	$x_9=60{,}4$	$y_9=9{,}8$	$x_8=7{,}2$	$y_8=3{,}0$	$z_8=12{,}2$
4. Thoraxfuß	$a,b-c,d$	$x_d=18{,}2$	$x_c=9{,}7$	$y_c=17{,}4$	$x_b=18{,}9$	$y_b=7{,}0$	$z_b=11{,}6$	$x_d=20{,}2$	$x_c=11{,}6$	$y_c=17{,}6$	$x_b=20{,}8$	$y_b=6{,}5$	$z_b=12{,}4$
	$c,d-3,4$	$x_4=14{,}0$	$x_3=20{,}6$	$y_3=12{,}7$	$x_d=10{,}8$	$y_d=-3{,}2$	$z_d=15{,}7$	$x_4=15{,}4$	$x_3=21{,}9$	$y_3=14{,}2$	$x_d=9{,}6$	$y_d=-3{,}5$	$z_d=16{,}7$
	$3,4-5,6$	$x_6=57{,}4$	$x_5=52{,}5$	$y_5=16{,}4$	$x_4=-5{,}0$	$y_4=-1{,}9$	$z_4=13{,}2$	$x_6=67{,}8$	$x_5=63{,}4$	$y_5=18{,}3$	$x_4=-5{,}6$	$y_4=-4{,}5$	$z_4=13{,}8$
	$5,6-7,8$	$x_8=34{,}0$	$x_7=26{,}5$	$y_7=10{,}7$	$x_6=3{,}6$	$y_6=2{,}3$	$z_6=17{,}4$	$x_8=39{,}9$	$x_7=31{,}8$	$y_7=12{,}0$	$x_6=4{,}3$	$y_6=2{,}5$	$z_6=18{,}9$
	$7,8-9,10$	$x_{10}=45{,}3$	$x_9=45{,}1$	$y_9=9{,}0$	$x_8=6{,}6$	$y_8=0{,}8$	$z_8=11{,}1$	$x_{10}=53{,}5$	$x_9=53{,}7$	$y_9=10{,}9$	$x_8=7{,}4$	$y_8=1{,}5$	$z_8=12{,}2$
5. Thoraxfuß	$a,b-c,d$	$x_d=15{,}6$	$x_c=6{,}4$	$y_c=14{,}6$	$x_b=14{,}4$	$y_b=6{,}2$	$z_b=13{,}2$	$x_d=16{,}7$	$x_c=8{,}2$	$y_c=16{,}0$	$x_b=15{,}8$	$y_b=7{,}8$	$z_b=13{,}0$
	$c,d-3,4$	$x_4=12{,}5$	$x_3=18{,}3$	$y_3=11{,}4$	$x_d=9{,}4$	$y_d=-2{,}6$	$z_d=14{,}4$	$x_4=13{,}5$	$x_3=20{,}5$	$y_3=12{,}1$	$x_d=8{,}6$	$y_d=-5{,}0$	$z_d=15{,}1$
	$3,4-5,6$	$x_6=47{,}8$	$x_5=43{,}5$	$y_5=15{,}5$	$x_4=-3{,}4$	$y_4=-1{,}7$	$z_4=12{,}0$	$x_6=57{,}1$	$x_5=53{,}2$	$y_5=16{,}5$	$x_4=-3{,}0$	$y_4=-2{,}4$	$z_4=13{,}3$
	$5,6-7,8$	$x_8=29{,}6$	$x_7=21{,}9$	$y_7=9{,}5$	$x_6=3{,}4$	$y_6=1{,}7$	$z_6=15{,}4$	$x_8=34{,}3$	$x_7=26{,}8$	$y_7=10{,}8$	$x_6=3{,}0$	$y_6=3{,}0$	$z_6=16{,}5$
	$7,8-9,10$	$x_{10}=37{,}2$	$x_9=36{,}3$	$y_9=7{,}6$	$x_8=6{,}2$	$y_8=2{,}7$	$z_8=10{,}0$	$x_{10}=43{,}9$	$x_9=43{,}8$	$y_9=8{,}4$	$x_8=7{,}0$	$y_8=0{,}4$	$z_8=10{,}9$

Tabelle 46.

Winkel-Tabelle für *Maja squinado* Latr..

	Tetraëder	Nr. 1	Nr. 2	Mittelwerthe
1. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	83°	85°	84°
	c,d — 3,4	98°	89°	93,5°
	3,4 — 5,6	88°	86°	87°
	5,6 — 7,8	62°	55°	58,5°
	7,8 — 9,10	87°	94°	90,5°
2. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	84°	83°	83,5°
	c,d — 3,4	94°	91°	92,5°
	3,4 — 5,6	86°	84°	85°
	5,6 — 7,8	88°	86°	87°
	7,8 — 9,10	100°	94°	97°
3. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	86°	85°	85,5°
	c,d — 3,4	94°	96°	95°
	3,4 — 5,6	86°	86°	86°
	5,6 — 7,8	94°	93°	93,5°
	7,8 — 9,10	100°	101°	100,5°
4. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	85°	82°	83,5°
	c,d — 3,4	97°	93°	95°
	3,4 — 5,6	88°	79°	83,5°
	5,6 — 7,8	88°	88°	88°
	7,8 — 9,10	93°	97°	95°
5. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	83°	82°	82,5°
	c,d — 3,4	97°	91°	94°
	3,4 — 5,6	86°	83°	84,5
	5,6 — 7,8	86°	93°	89,5
	7,8 — 9,10	100°	92°	96°

Tabelle 47.

Wirkliche Maße für *Dorippe lanata* Bosc in mm.

Tetraëder-Seiten	1. Thoraxfuß		2. Thoraxfuß		3. Thoraxfuß		4. Thoraxfuß		5. Thoraxfuß	
	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2
a,*b*	5,3	5,1	7,9	7,5	7,9	7,9	4,7	4,7	4,0	3,9
a,*c*	4,9	4,7	7,2	6,9	7,2	6,8	4,3	4,1	3,2	3,2
a,*d*	5,3	5,3	6,2	5,9	6,6	6,4	3,9	4,0	3,2	3,2
b,*c*	5,0	4,7	4,6	4,1	4,8	4,8	3,5	3,3	2,6	2,4
b,*d*	2,7	2,2	5,3	5,0	5,3	5,0	3,1	3,1	2,4	2,5
c,*d*	5,2	5,1	6,1	5,9	6,0	6,0	3,7	3,7	2,3	2,3
c,3	4,9	5,1	9,9	9,9	9,4	9,6	6,0	6,1	8,0	8,2
c,4	2,8	2,7	4,4	4,1	4,2	4,3	3,2	3,5	5,6	5,7
d,3	5,5	6,0	8,8	8,7	8,7	9,1	6,2	6,3	7,8	8,0
d,4	4,7	5,0	3,9	4,0	4,0	4,1	3,4	3,5	5,5	5,5
3,4	3,3	4,0	6,6	7,0	6,6	6,8	3,7	3,5	2,5	2,7
3,5	8,7	8,6	23,0	24,0	25,6	26,6	11,8	11,6	8,6	8,5
3,6	8,3	8,6	23,6	24,4	25,8	26,8	12,2	12,0	8,8	8,7
4,5	10,8	11,2	28,2	29,5	30,9	32,0	14,5	14,4	10,4	10,5
4,6	10,1	10,8	28,8	30,0	31,0	32,2	14,8	14,7	10,6	10,6
5,6	4,1	4,2	4,1	4,1	4,4	4,3	2,7	2,6	1,8	1,6
5,7	1,9	1,7	8,9	9,2	10,1	10,2				
5,8	5,7	5,4	12,4	12,6	13,4	13,8				
6,7	3,4	3,7	9,6	9,7	10,4	10,4	12,1	10,8	7,1	7,7
6,8	6,2	6,0	12,2	12,2	13,4	13,5				
7,8	4,4	4,2	4,4	4,3	4,7	4,7				
7,9	8,2	8,1	21,6	21,7	24,0	24,3				
7,10	7,4	7,4	21,6	21,7	23,9	24,2	5,8	5,6	5,0	5,0
8,9	4,5	4,6	18,5	18,9	20,7	21,1				
8,10	4,6	4,5	18,2	18,7	20,3	20,7				
9,10	2,3	2,1	2,1	2,0	2,2	2,1				
9,11	10,8	10,6	20,9	20,5	23,6	22,7	3,2	4,0	3,1	3,1
9,12	10,6	10,7								
10,11	10,3	10,3	21,0	20,3	23,7	22,9				
10,12	10,2	10,4								

Tabelle 48.

Mittlere Längenwerthe der Beinglieder in mm für *Dorippe lanata* Bosc.

Glieder	1. Thoraxfuß		2. Thoraxfuß		3. Thoraxfuß		4. Thoraxfuß		5. Thoraxfuß	
	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 1	Nr. 2
1.	3,8	2,6	6,2	4,0	6,2	4,0	3,7	2,6	2,8	2,1
2. + 3.	4,8	3,7	6,9	5,0	6,7	4,6	4,7	3,5	6,7	5,2
4.	9,4	6,7	25,9	18,5	28,3	20,4	13,3	10,4	9,6	7,1
5.	4,0	2,8	10,5	7,6	11,7	7,9	12,1	8,8	7,1	5,2
6.	6,4	4,4	19,9	14,3	22,1	15,5	5,8	4,2	5,0	3,8
7.	10,5	7,6	21,0	15,8	23,6	16,0	3,2	3,0	3,1	2,3
1.—7.	38,9	27,8	90,4	65,2	98,6	68,4	42,8	32,5	34,3	25,7

Tabelle 49.

Koordinaten-Tabelle für *Dorippe lanata* Bosc.

	Tetraëder	*Dorippe* Nr. 1						*Dorippe* Nr. 2					
1. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d= 5,3	x_c= 2,3	y_c= 4,3	x_b= 4,6	y_b= 0,6	z_b= 2,5	x_d= 5,3	x_c= 2,2	y_c= 4,1	x_b= 4,6	y_b= 0,6	z_b= 2,1
	c,d–3,4	x_4= 2,8	x_3= 3,7	y_3= 3,2	x_d= 2,2	y_d= 0,6	z_d= 4,6	x_4= 2,7	x_3= 3,2	y_3= 3,9	x_d= 1,5	y_d= 0,7	z_d= 4,8
	3,4–5,6	x_6= 8,3	x_5= 7,6	y_5= 4,2	x_4=–1,3	y_4=–1,2	z_4= 2,7	x_6= 8,6	x_5= 7,5	y_5= 4,2	x_4=–1,5	y_4=–1,5	z_4= 3,4
	5,6–7,8	x_8= 5,7	x_7= 1,4	y_7= 1,2	x_6= 0,9	y_6= 2,4	z_6= 3,1	x_8= 5,4	x_7= 1,3	y_7= 1,1	x_6= 1,0	y_6= 1,9	z_6= 3,6
	7,8–9,10	x_{10}= 7,4	x_9= 7,8	y_9= 2,5	x_8= 3,8	y_8= 2,1	z_8= 2,0	x_{10}= 7,4	x_9= 7,8	y_9= 2,1	x_8= 3,9	y_8= 1,7	z_8= 4,2
2. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d= 6,2	x_c= 4,2	y_c= 5,8	x_b= 5,8	y_b= 3,7	z_b= 3,8	x_d= 5,9	x_c= 4,0	y_c= 5,6	x_b= 5,5	y_b= 2,9	z_b= 4,1
	c,d–3,4	x_4= 4,4	x_3= 8,3	y_3= 5,4	x_d= 4,7	y_d=–1,8	z_d= 3,4	x_4= 4,1	x_3= 8,0	y_3= 5,8	x_d= 4,3	y_d=–1,0	z_d= 3,9
	3,4–5,6	x_6=23,6	x_5=22,6	y_5= 4,2	x_4=–4,8	y_4=–0,7	z_4= 4,4	x_6=24,4	x_5=23,6	y_5= 4,3	x_4=–5,2	y_4=0,02	z_4= 4,6
	5,6–7,8	x_8=12,4	x_7= 8,6	y_7= 2,3	x_6= 0,8	y_6=–2,3	z_6= 3,2	x_8=12,6	x_7= 8,9	y_7= 2,3	x_6= 1,0	y_6=–2,2	z_6= 3,3
	7,8–9,10	x_{10}=21,6	x_9=21,4	y_9= 2,9	x_8= 3,5	y_8=–1,1	z_8= 2,4	x_{10}=21,7	x_9=21,6	y_9= 2,0	x_8= 3,2	y_8=–1,6	z_8= 2,3
3. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d= 6,6	x_c= 4,5	y_c= 5,6	x_b= 5,9	y_b= 3,3	z_b= 4,0	x_d= 6,4	x_c= 4,0	y_c= 5,5	x_b= 6,1	y_b= 3,3	z_b= 3,7
	c,d–3,4	x_4= 4,2	x_3= 7,4	y_3= 5,8	x_d= 4,4	y_d=–1,4	z_d= 3,8	x_4= 4,3	x_3= 7,4	y_3= 6,1	x_d= 4,3	y_d=–1,5	z_d= 3,9
	3,4–5,6	x_6=25,8	x_5=25,2	y_5= 4,5	x_4=–4,8	y_4=–1,5	z_4= 4,2	x_6=26,8	x_5=26,2	y_5= 4,6	x_4=–5,0	y_4=–0,8	z_4= 4,5
	5,6–7,8	x_8=13,4	x_7= 9,7	y_7= 2,8	x_6= 0,7	y_6=–0,1	z_6= 4,3	x_8=13,8	x_7= 9,8	y_7= 2,8	x_6= 0,9	y_6=–0,8	z_6= 4,1
	7,8–9,10	x_{10}=23,9	x_9=23,8	y_9= 3,1	x_8= 3,7	y_8=–1,0	z_8= 3,7	x_{10}=24,2	x_9=24,2	y_9= 2,1	x_8= 3,7	y_8=–2,8	z_8= 3,1
4. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d= 3,9	x_c= 2,5	y_c= 3,5	x_b= 3,5	y_b= 1,5	z_b= 2,7	x_d= 4,0	x_c= 2,3	y_c= 3,4	x_b= 3,5	y_b= 1,7	z_b= 2,6
	c,d–3,4	x_4= 3,2	x_3= 5,0	y_3= 3,3	x_d= 1,9	y_d=–1,1	z_d= 2,9	x_4= 3,5	x_3= 5,3	y_3= 3,0	x_d= 1,9	y_d=–1,5	z_d= 2,8
	3,4–5,6	x_6=12,2	x_5=11,5	y_5= 2,6	x_4=–2,3	y_4=–0,8	z_4= 2,7	x_6=12,0	x_5=11,3	y_5= 2,6	x_4=–2,4	y_4=–1,2	z_4= 2,2
	5,6–7,8												
	7,8–9,10												
5. Thoraxfuß.	*a,b–c,d*	x_d= 3,2	x_c= 2,3	y_c= 2,2	x_b= 3,2	y_b= 1,0	z_c= 2,1	x_d= 3,2	x_c= 2,3	y_c= 2,2	x_b= 3,0	y_b= 1,3	z_b= 2,1
	c,d–3,4	x_4= 5,6	x_3= 7,9	y_3= 1,2	x_d= 0,5	y_d=–0,2	z_d= 2,2	x_4= 5,7	x_3= 8,1	y_3= 1,2	x_d= 0,6	y_d=–0,9	z_d= 1,9
	3,4–5,6	x_6= 8,8	x_5= 8,4	y_5= 1,8	x_4=–1,6	y_4=–0,3	z_4= 1,9	x_6= 8,7	x_5= 8,3	y_5= 1,8	x_4 2=–1,6	y_4=–0,5	z_4= 1,8
	5,6–7,8												
	7,8–9,10												

Tabelle 50.

Winkel-Tabelle für *Dorippe lanata* Bosc.

	Gelenkachsen	Nr. 1	Nr. 2	Mittelwerthe
1. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	66°	63°	64,5°
	c,d — 3,4	104°	100°	102°
	3,4 — 5,6	72°	74°	73°
	5,6 — 7,8	86°	83°	84,5°
	7,8 — 9,10	125°	120°	122,5°
2. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	102°	98°	100°
	c,d — 3,4	103°	106°	104,5°
	3,4 — 5,6	94°	99°	96,5°
	5,6 — 7,8	61°	60°	60,5°
	7,8 — 9,10	66°	65°	65,5°
3. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	98°	94°	96°
	c,d — 3,4	99°	96°	97,5°
	3,4 — 5,6	82°	87°	84,5°
	5,6 — 7,8	81°	72°	76,5°
	7,8 — 9,10	64°	54°	59°
4. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	92°	89°	90,5°
	c,d — 3,4	89°	85°	87°
	3,4 — 5,6	85°	80°	82,5°
	5,6 — 7,8			
	7,8 — 9,10			
5. Thoraxfuß	*a,b* — *c,d*	85°	91°	88°
	c,d — 3,4	100°	94°	97°
	3,4 — 5,6	91°	86°	88,5°
	5,6 — 7,8			
	7,8 — 9,10			

D. Kurze Übersicht über das Wesentliche bei der graphischen Darstellung von zusammengesetzten Bewegungsapparaten (verbunden durch Charniergelenke) selbst und ihrem Verkehrsfeld.
(Vgl. Taf. 5 Fig. 28 *U*, *G*, *A* und Taf. 6.)

Wir wissen, dass alle Gelenke, die bei den Decapoden vorkommen, echte Charniergelenke (oder secundär rückgebildete) sind. Der einfachste Fall ist der, dass alle Gelenkachsen einander parallel, und die Excursionsrichtungen gleich, d. h. nach derselben Seite gerichtet sind. Heiße unsere erste Gelenkachse *a*, *b* und die zweite *c*, *d*, so stellt *a*, *b*, *c*, *d* immer ein Viereck dar, bei dem ein Paar gegenüberliegender Seiten, d. h. unsere Gelenkachsen, parallel sind; wir können es ohne Weiteres entwerfen, nachdem die Maße genommen sind. Wird also ein Bewegungsorgan mit vielen in der Weise gelagerten Gelenkachsen bewegt, so sind die Gelenk-

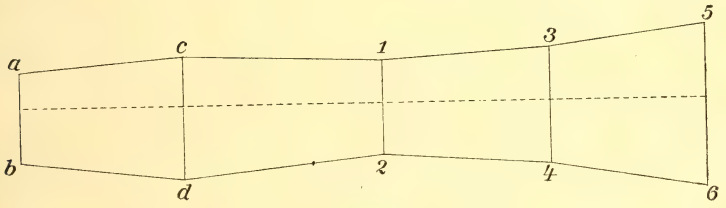


Fig. 5.

achsen Seiten einer Reihe an einander gereihter Vierecke, von denen eines direct an das andere angesetzt werden kann (vgl. Fig. 5 im Text).

Wollen wir den Verkehrsraum graphisch darstellen, so haben wir einfach die senkrechte Entfernung je zweier benachbarter Gelenkachsen zu messen und die Linie aufzuzeichnen; bestimmen wir noch die Größe des Excursionswinkels um die verschiedenen Gelenkachsen, so können wir mit Hilfe dieser beiden Thatsachen direct auf die Papier-Ebene eine Linie (gerade oder gebrochen, je nachdem in der natürlichen Streckstellung die einzelnen Glieder gegen einander geneigt sind) hinzeichnen und bekommen das Verkehrsfeld, wenn wir z. B. von der natürlichen Streckstellung als Anfangsstellung ausgehend die extreme Beugestellung herstellen (vgl. Fig. 6 im Text). Wenn die Excursionsrichtung um eine Achse sich ändert, so bleiben alle Verhältnisse bestehen, nur das Verkehrsfeld erfährt eine kleine Veränderung.

Sobald aber nur eine Achse ihre parallele Lage zur anderen ändert, so dass sie sich in der Ebene verschiebt, so bleibt zwar die Darstellungsweise der Gelenkachsen dieselbe, an Stelle des früheren von den Gelenkachsen dargestellten Paares paralleler Seiten

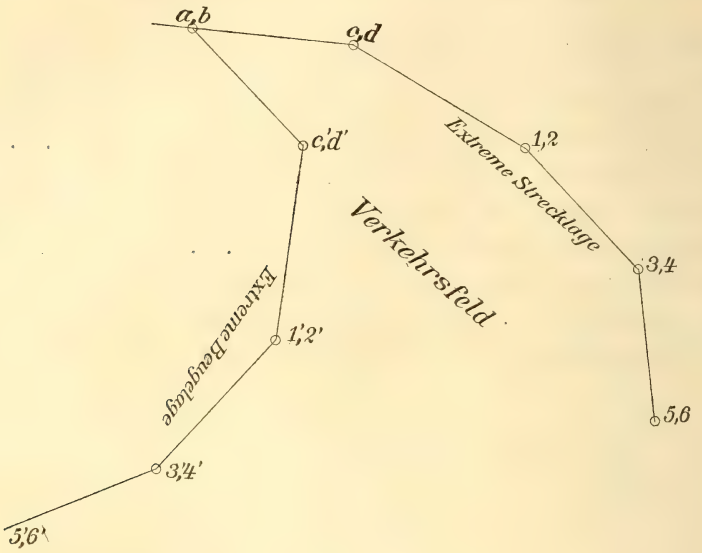


Fig. 6.

des Viereckes aber tritt ein Paar geneigter Seiten (vgl. Fig. 7 im Texte).

Den Winkel, den ein Paar Seiten mit einander bildet, können wir noch direct bestimmen. Aber es ist unmöglich geworden, das

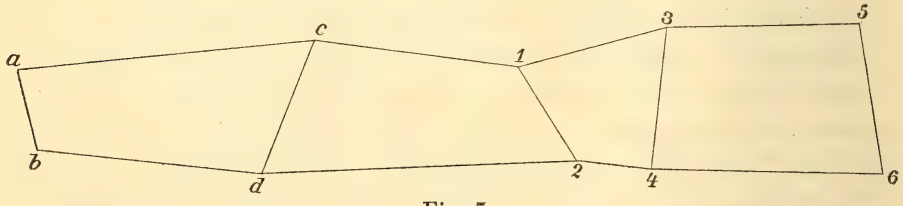


Fig. 7.

wahre Verkehrsfeld in der Ebene darzustellen, weil wir durch die Verlagerung der Achsen keine Verkehrsebene mehr haben, sondern einen Verkehrsraum.

Tritt gar der Fall ein, dass die Ebenen selbst sich verschieben, d. h. dass beispielsweise die Achse *a*, *b* in der Papierebene

liegt, von der anderen *c*, *d* dagegen der Punkt *c* die Ebene verlässt und in den Raum tritt, so sind die beiden Achsen nicht mehr Seiten eines ebenen Viereckes, sondern Kanten eines Tetraëders, eines Körpers, der von 4 ebenen Dreiecken begrenzt wird; in unserem angenommenen Falle würde *a*, *b*, *d* in der Ebene liegen, während die 3 übrigen Dreiecke *a*, *b*, *c*; *a*, *d*, *c*; und *b*, *d*, *c* gegen die Ebene geneigt wären (vgl. Fig. 8 im Texte).

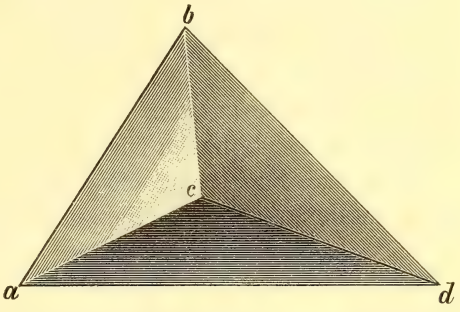


Fig. 8.

Von diesem Tetraëder können wir zunächst nur die Basis *a b d* in den wirklichen Maßen entwerfen, während die Lage der Spitze *c* erst durch Construction oder Berechnung gefunden werden muss. Im ersteren Falle haben wir 2 Schnitte durch das Tetraëder zu legen: einen Horizontalschnitt (Grundriss) und einen dazu senkrechten Verticalschnitt (Aufriss). Ersterer giebt eine Aufsicht, letzterer eine Vordersicht; jener die Basis *a b d* in wahrer Größe, die anderen Seiten verkürzt, also die wahre Länge und Breite, dieser die wahre Höhe und Länge des Tetraëders. Aus Grund- und Aufriss lässt sich der Winkel, den die beiden Gelenkachsen *a*, *b* und *c*, *d* mit einander bilden, construiren. Der zweite Weg mit Hilfe der Berechnung ist bedeutend einfacher. Wir nehmen z. B. an, *a c d* liege in der Ebene, und *b*, die Spitze des Tetraëders, sei im Raume gelegen (vgl. Fig. 9 im Texte).

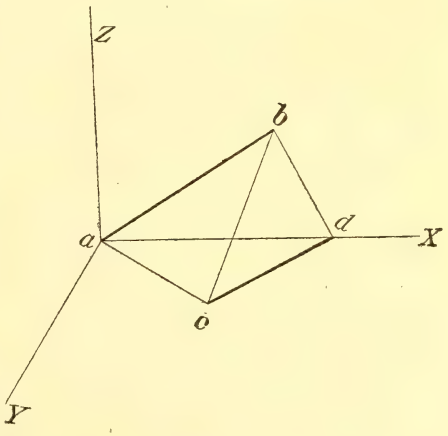


Fig. 9.

Die Lage jedes Punktes im Raume ist bestimmt, wenn seine Entfernungen von 3 auf einander senkrecht stehenden Ebenen bekannt sind. Unsere 3 auf einander senkrecht stehenden Ebenen heißen *X*, *Y* und *Z*; *a* liege im Schnittpunkte der 3 Ebenen, *d* auf der *X*-Ebene, *c* in der Ebene

und *b* im Raume. Für die in der Ebene liegenden Punkte gilt der Satz, dass die Entfernung eines Punktes $r = \sqrt{x^2 + y^2}$, d. h. gleich der Quadratwurzel aus der Summe der Quadrate seiner senkrechten Abstände von der *X*- und *Y*-Ebene ist. Für den räumlichen Punkt *b* kommt noch das Quadrat der senkrechten Entfernung von der dritten *Z*-Ebene hinzu. Sind die Gleichungen aufgelöst, so haben wir den Winkel, den *a b* und *c d* mit einander bilden, nach dem Satze zu bestimmen, dass der Cosinus des Winkels, den 2 beliebige Strecken im Raume mit einander bilden, gleich der Summe ist aus den 3 Producten, deren jedes aus dem Cosinus der beiden Winkel besteht, die je eine Koordinatenachse mit den beiden Strecken bildet. Mit Hilfe dieser einfachen Methode haben wir schon bei *Astacus* pag. 406 gezeigt, dass wir die Lage der Gelenkachsen eines ganzen Beines im Zusammenhange darstellen können. Heißen unsere Gelenkachsen *a*, *b*; *c*, *d*; 3,4; 5,6; 7,8; 9,10; so sagen wir: wir legen durch die Gelenkachse *a*, *b* und den Punkt *d* der folgenden eine Ebene, dann bildet mit diesem Basaldreiecke jeder andere Gelenkpunkt *c*, 3,4, 5—10 (resp. 11) ein Tetraëder. Haben wir zuerst die wirklichen Maße aller dieser Punkte von dem Basaldreiecke genommen und für ein bestimmtes Bein einmal die Lage des Basaldreieckes auf die oben geschilderte Methode bestimmt, so bleibt uns für jedes Tetraëder *a b d c*, *a b d* 3, *a b d* 4 — *a b d* 11 nur noch übrig, die 3 senkrechten Entfernungen der jedesmaligen räumlichen Punkte *c*, 3,4—11 von den 3 Ebenen des Raumes zu bestimmen. Zur Darstellung nun der Gelenkachsen des Beines legen wir einfach die 3 auf einander senkrechten Ebenen hin und tragen die Werthe auf der *X*-, *Y*- und *Z*-Achse ab. Die *X*- und *Y*-Achsen liegen in der Horizontalebene, die erhaltene Figur stellt also den Horizontal- oder Grundriss dar, die andere demgemäß den Vertical- oder Aufriss.

Auf diese Weise ist der Gesammt-Grund- und Aufriss der Gelenkachsen eines 4. Thoraxfußes von *Maja squinado* in nat. Gr. auf Taf. 5 Fig. 28 *U*, *G*, *A* entstanden und aufzufassen. Ich habe der Deutlichkeit halber eine einfache Umrissskizze (*U*) des zur Darstellung benutzten Beines nebenan gezeichnet. Die Lage des Beines wurde so gewählt, wie sie während des Gehens in einem bestimmten Momente eingenommen wird. Um die Gelenkachse *c*, *d* ist halb gebeugt, stark um 5,6 und geringer um 9,10. Das 4. Glied ist gegen das vorhergehende ganz gestreckt, das 5. und 6. bilden zusammen eine gerade Linie. Auf der Umrissskizze (Taf. 5 Fig. 28 *U*) sehen wir von allen Gelenkachsen nur *a*, *b*, 3,4 und 7,8 ungefähr vollständig; von

den übrigen immer bloß den einen Achsenpunkt, weil sie zur Papierebene ungefähr senkrecht stehen. Die Darstellung der Gelenkachsen im Grund- und Aufriss (vgl. Taf. 5 Fig. 28 *G* und *A*) macht uns so recht die Lagenverhältnisse der Achsen zu einander klar, nur hierdurch bekommen wir ein zusammenhängendes Bild von der Anordnung, wir können Alles sehen oder leicht ableiten, weil wir das Bein gleichsam durchsichtig gemacht und seine Gelenkachsen einmal von oben, das andere Mal von vorn gesehen dargestellt haben.

Auf der folgenden Taf. 6 habe ich dasselbe Bein in verschiedenen Stellungen, und zwar nur durch seine Achsen, d. h. die Verbindungslinie der Mitten der Körpergelenkachsen, im Grund- (*G*) und Aufriss (*A*) dargestellt, der Übersicht halber; bei einer Lage habe ich auch die Tetraëderkanten angedeutet. Bei der 1. Beinlage waren sämmtliche Glieder in die extreme Streckstellung gebracht worden, die dargestellte Achse für diese Lage ist ganz ausgezogen, und die Gelenkachsen sind durchweg mit (*a*,*b*) (*c*,*d*), (3,4) — (11) bezeichnet. Aus dieser Lage wurde das Bein um das 2. Gelenk *c*,*d* vollkommen gebeugt, alle Glieder von dem 2. + 3. ab wurden verlagert, die so erhaltene Achse (*c*,*d*), (3′,4′), (5′,6′) — (11′) ist gestrichelt. Es mussten hierfür alle Achsenpunkte 3,4, 5,6 — 11 neu berechnet werden. Aus dieser Stellung wurde das Bein um 5,6 und 9,10 vollkommen gebeugt; die neue Achse heißt (5′,6′), (7″,8″), (9″,10″), (11″). Um dieselben Gelenke wurde das Bein gedreht, nachdem es die erste Streckstellung wieder eingenommen hatte, die punktirte Linie (5,6), (7‴,8‴), (9‴,10‴), (11‴) stellt diese Lage dar. Wir sehen, dass jede beliebige Beinlage in einfachster Weise dargestellt werden kann, und da hier die Gelenkachsen *c*,*d*, 5,6 und 9,10 (Hauptgelenke) zur Papierebene nahezu senkrecht stehen, konnten wir gleichzeitig ungefähr das Verkehrsfeld, das diese Achsen beherrschen, darstellen. Die Wirkungsweise der Nebengelenke 3,4 und 7,8 können wir nicht direct darstellen, da diese Bewegungen ganz in die zur Papierebene senkrechte Ebene fallen, aber wir können doch ungefähr aus der Verlagerung der übrigen Gelenkachsen ihre Wirkungsweise etwas veranschaulichen. Bei der zuletzt beschriebenen Lage wurde das Bein um 3,4 und 7,8 noch extrem gebeugt, die neue Achse ist roth ausgezogen und zeigt, wie wenig sie von der (3,4) (5,6) (7‴,8‴) (9‴,10‴) (11‴) abweicht.

E. Zusammenfassung

mit fast alleiniger Berücksichtigung der morphologischen Thatsachen.

a. Bewegungsapparat.

Den Bewegungsapparat setzen zusammen bei

Leucifer und *Sergestes*: Schwanzfüße und Schwanzflosse. Bewegungsart: nur Schwimmen; Schwanzfüße ermöglichen nur Vorwärtsschwimmen, Richtung geleitet von der Schwanzflosse und den 3 letzten Segmenten; Schwanzflosse allein bewirkt Rückwärts-Schwimmen.

Penäiden: 4. und 5. Paar Thoraxfüße; Schwanzfüße und Schwanzflosse. Bewegungsart: Gehen (Tetrapoden) und Schwimmen. Thoraxfüße und Schwanzfüße ermöglichen den Gang nur nach vorwärts; Wirkungsweise der Füße: sämmtlich Zieher; Schwanzfüße allein ermöglichen Schwimmen nach vorwärts, Schwanzflosse dabei als Steuer wirksam, Schwanzflosse allein mit den letzten Segmenten bewirkt Rückwärts-Schwimmen.

Palämoniden: 3., 4. und 5. Paar Thoraxfüße; Schwanzfüße und Schwanzflosse. Bewegungsart: Gehen (Hexapoden) und Schwimmen. Thoraxfüße allein ermöglichen den Gang nach vor-, rück- und seitwärts; wenn Richtung vorwärts, 3. und 4. Paar Zieher, 5. Schieber; Richtung rückwärts 3. und 4. Paar Schieber, 5. Zieher; Richtung seitwärts 3., 4. und 5. Paar der einen Seite Zieher, der anderen Seite Schieber. Schwanzfüße allein ermöglichen Schwimmen nach vorwärts, Schwanzflosse mit den letzten Segmenten dabei als Steuer wirksam; Schwanzflosse mit den letzten Segmenten allein bewirkt Rückwärts-Schwimmen.

Homariden: 2., 3., 4. und 5. Paar Thoraxfüße; Schwanzflosse. Bewegungsart: Gehen (Octopoden) und Rückwärts-Schwimmen. Thoraxfüße allein ermöglichen Gang nach vor-, rück- und seitwärts; wenn Richtung vorwärts, 2., 3. und 4. Paar Zieher, 5. Schieber, Richtung rückwärts umgekehrte Function; Richtung seitwärts 2., 3., 4. und 5. der einen Seite Zieher, der anderen Seite Schieber. Schwanzfüße können höchstens den Gang erleichtern; Schwanzflosse mit Gesammtabdomen bewirkt ein Rückwärts-Schwimmen (Schnellen).

Loricaten: Ähnlich den Homariden.

Paguriden: 2. und 3. Paar Thoraxfüße. Bewegungsart: Gehen (Tetrapoden). Richtung hauptsächlich vor- und seitwärts. Beide Fußpaare gleich wirkend als Zieher resp. Schieber.

Brachyuren: 2. und 3. Paar, oder 2., 3. und 4. Paar, oder 2., 3., 4. und 5. Paar Thoraxfüße. Bewegungsart: Gehen (Tetra-, Hexa- oder Octopoden; Ausnahme das Schwimmen der Portuniden). Thoraxfüße ermöglichen den Gang hauptsächlich nach seitwärts (andere Richtung nicht vollkommen ausgeschlossen); alle Füße der einen Seite als Zieher, der anderen als Schieber wirksam. Schwanzfüße und Schwanzflosse verkümmert.

b. Körperform.

Leucifer und *Sergestes*: sehr stark seitlich zusammengedrückt, Breite und Höhe verschwindend klein zur Länge; vorletztes Abdominalsegment ungefähr dreimal länger als das vorhergehende; Pleuren verwachsen; ganze Unterseite ein scharfer Kiel.

Palämoniden: Körperdimensionen ähnlich wie vorhin; für echte Schwimmer Körpercurve charakteristisch, Pleuren ebenfalls beim vorletzten sehr langen Segmente verwachsen, nähern sich bei den übrigen Segmenten jederseits sehr, ganze Unterseite ein scharfer Kiel.

Penäiden: Körperdimensionen ähnlich den Palämoniden; Körpercurve, da meist Grabkrebse, fehlend, vorletztes Segment nicht charakteristisch gebaut, Pleuren nähern sich wenig.

Homariden: Länge ebenfalls noch Hauptdimension, Körper nicht mehr stark zusammengedrückt, obwohl dorsal noch stark gewölbt, Körpercurve nähert sich einer Geraden, Abdominalsegmente gleichartig, Pleuren weichen nach außen aus einander.

Loricaten: ähnlich den Homariden, jedoch ist der ganze Körper, besonders aber das Abdomen viel weniger gewölbt wie dort.

Brachyuren: Breite meist Hauptdimension (z. B. *Pachygrapsus*, *Eriphia* und *Portunus*). Cephalothorax im Gegensatz zu allen übrigen Decapoden seitlich kielartig zugespitzt.

c. Inneres Skelet und Körpergelenke.

Penäiden: Letztes Thoraxsegment fest mit dem vorhergehenden verbunden, nach vorn hin Zunahme weicher Gelenkhaut, so dass die ersten Segmente fast beweglich mit einander verbunden sind; sämmtliche Körpergelenkachsen in ähnlichen spitzen Winkeln zur Symmetrie-Ebene stehend; die inneren Gelenkpunkte liegen ihr nahe, in annähernd gleichen Abständen; demnach alle Füße nach vorn zum Körper in spitzen Winkeln stehend.

Palämoniden: Ähnlich den Penäiden; Abstände der inneren Gelenkpunkte von der Symmetrie-Ebene bisweilen von vorn nach

hinten wenig zunehmend; 1.—4. Thoraxfußpaar zum Körper im spitzen Winkel stehend, jedoch Kniegelenk (5.) des letzten Paares nach hinten gerichtet.

Homariden: Thoraxsegmente fest (Ausnahme *Astacus*), mit einander verbunden; innere Gelenkpunkte nahe der Symmetrie-Ebene liegend; 1.—4. Körpergelenkachse im spitzen, 5. im rechten Winkel zu ihr liegend, Neigung dieser Achsen zum Horizonte verschieden; demnach 1.—4. Thoraxfuß nach vorn, 5. nach hinten gerichtet.

Paguriden: Letztes Thoraxsegment beweglich mit dem vorhergehenden verbunden, sonst Lage der Körpergelenkachsen wie bei Homariden.

Palinuriden: Neigung der Körpergelenkachsen zum Horizonte bei allen Achsen ähnlich, Sternalregion mächtig ausgebildet, in Gestalt eines gleichschenkligen Dreieckes mit der Spitze nach vorn, daher die inneren Gelenkpunkte in stark zunehmenden Abständen von der Symmetrie-Ebene liegend; 1.—4. Achse zu ihr im spitzen, 5. im rechten oder stumpfen Winkel liegend, demnach 1.—4. Thoraxfuß nach vorn, 5. nach hinten gerichtet.

Brachyuren: Sternum ebenfalls sehr stark entwickelt, nicht flach sondern stark gewölbt, innere Gelenkpunkte nicht in wachsenden Abständen von der Symmetrie-Ebene liegend, sondern auf einer Curve (z. B. für *Pachygrapsus* in 7,5; 10; 11; 9,5 und 6,5 mm von Symmetrie-Ebene), so dass jede Achse räumlich gegen die andere vollständig verschoben ist und sich zu dem räumlichen Achsensysteme vollkommen verschieden verhält, demgemäß verkehrt der 1. Fuß meist direct vorn, der 2. schräg vorn, der 3. direct seitlich, der 4. schräg hinten und der 5. hinten.

d. Gelenkbau der Thoraxfüße.

Sämmtliche Gelenke der Decapoden sind Charniergelenke, denen 2. Typen zu Grunde liegen: bei dem einen ist das abgeplattete Bein einfach eingeknickt, diese Gelenkform besitzen ausnahmlos das 3. und 4. Gelenk aller Decapoden; bei dem anderen Typus sind Skeletausschnitte in der Richtung der Excursionsebene angebracht (Achselausschnitte, Langer), an deren Stelle eine weiche Gelenkhaut tritt. So gleichartig die erste Gelenkform ist, so vielgestaltig ist die zweite: entweder bewegen sich Flächen auf einander, oder die Berührung geschieht in Punkten, die Endpunkte von Zapfen verschiedenster Ausbildung; gesichert wird die Führung des Gelenkes oft durch

Balken, d. h. nach innen vorspringende, in der Richtung der Gelenkachse verlaufende Skeletfalten, oder es kommt zur Ausbildung von Falzleiste und Rinne; das Falzcharnier ist die vollkommenste Gelenkverbindung der Decapoden.

e. Gliederzahl der Thoraxfüße.

Die bisher allgemein für die Decapoden (Natantia) angenommene Gliederanzahl 7 hat keine absolute Gültigkeit, da für *Lysmata*, *Nika*, *Pandalus*, *Alpheus* und *Hippolyte* nachgewiesen wurde, dass ein Theil der secundären Glieder des vielgliedrigen 2. Thoraxfußes (bei geringer Gliederzahl fast alle, bei großer immer die distalen) echte Glieder mit Gelenkhaut, Gelenkachse und Muskulatur (Strecker und Beuger) sind.

Die Gliederung des 4. und 5. Thoraxfußes von *Stenopus* hat nichts mit der erwähnten zu thun und beschränkt sich auf Unterbrechungen einer der Chitinschichten.

f. Bau eines echten Gliedes.

Jedes echte Glied wird durch eine Hauptscheidewand in 2 Kammern getheilt, die aus Hypodermiszellen hervorgegangen ist; außer dieser regeln andere Scheidewände die Blutbahnen.

g. Gliedermuskulatur.

Man kann die einzelnen Glieder eines Thoraxfußes nicht gleichwerthig neben einander stellen; denn bei sämmtlichen Decapoden fehlen dem 2. und 3. oder 2. + 3. Gliede die Beugmuskeln, während bisher angenommen wurde, jedes Glied besitze Beuger und Strecker.

h. Unterschiede des sechs- und siebengliedrigen Thoraxfußes.

Wenn bei den Homariden aus dem 7-gliedrigen Fuße durch Verschmelzung des 2. und 3. Gliedes ein 6-gliedriger wird, wie z. B. beim Scherenfuße (1. Thoraxfuße), so entspricht die Länge der verwachsenen Glieder jedes Mal der Summe der Längen der beiden einzelnen Glieder bei den übrigen Thoraxfüßen; bei *Palinurus* und allen Brachyuren mit 6-gliedrigen Füßen schrumpft jedoch das 2. + 3. Glied auf die Länge des einen der verwachsenen zusammen, d. h. es fällt einfach eine Gliedlänge aus, die Beinlänge selbst verändert sich dabei wenig, da andere Glieder, besonders das 4. (Hauptglied für die Bewegung) beträchtlich länger werden.

i. Verhältnis der Gliederlängen eines Thoraxfußes zu einander.

Für einen typischen Thorax- Geh-Fuß ergab sich aus dem Vergleiche von *Palinurus*, *Maja* und *Eriphia*, dass wenn man die Gesammtlänge eines Fußes gleich 100 setzt, das 1. Glied = 9, 2. + 3. = 10, 4. = 28, 5. = 15, 6. = 19 und 7. = 19 resp. 6. und 7. = 38 zu setzen ist; am variabelsten ist je nach der Function die Länge der beiden letzten Glieder.

k. Lage der Gelenkachsen der Thoraxfüße.

Drei Gelenkachsen würden für einen Gehfuß genügen: das Bein würde einen Stab mit kurzem 1. Gliede und zwei ungefähr gleich langen übrigen Gliedern darstellen; die 1. Achse beispielsweise schief zur Symmetrie-Ebene stehend, drehte das Bein von hinten nach vorn, eine zweite, senkrecht zur 1., hebe es von unten nach oben, eine 3. dieser parallel bewege das Endglied von oben herab. Alle anderen hinzukommende Gelenke könnten dem letzten parallel sein. Diesen denkbar einfachsten Fall haben wir ungefähr bei *Leucifer*: alle Gelenkachsen von der 3. ab sind einander parallel. *Sergestes* und *Penaeus* schließen sich an, ebenfalls mit paralleler Lagerung der 3 letzten Gelenkachsen. Dass diese Lagerung bei *Penaeus* ursprünglich ist, beweist der Umstand, dass bei der secundär unbestimmt gewordenen 6. Gelenkverbindung der 3 ersten Thoraxfüße die Muskulatur noch in typischer Weise inserirt; ferner zeigt *Palaemon*, bei dem die Hauptexcursionsrichtung des 6. Gelenkes bei den letzten Thoraxfüßen senkrecht zur vorhergehenden ist, außer dem Strecker und Beuger noch ein Muskelrudiment, das so inserirt, dass das Glied parallel dem vorhergehenden bewegt wird. Der Fuß von *Homarus* als typischer 7-gliedriger Fuß zeigt uns, dass die 3. und 4. Gelenkachse einen kleinen spitzen und die 4. und 5. einen größeren stumpfen Winkel mit einander bilden, die übrigen Achsen stehen nahezu senkrecht zu einander. Letzteres können wir auch (obwohl manche Ausnahme bei der 4. Gelenkachse vorkommt) ganz allgemein vom 6-gliedrigen Brachyurenfuß sagen. Functionsveränderungen, wie die Benutzung des 5. Thoraxfußes zum Ziehen nach hinten und Schieben nach vorn (*Palaemon*, *Astacus*, *Homarus* etc.) oder der vorderen zum Greifen (Schere), bedingen oft eine vollständige Verlagerung der Achsen zu einander, wie wir ausführlich bewiesen haben.

l. Beweglichkeit oder Größe des Excursionswinkels.

Die Beweglichkeit ist bei den Hauptgelenken, dem 1., 2. und 5. (letzteres vom 7. unterstützt), größer als bei allen übrigen Gelenken eines jeden zum Gehen gebrauchten Thoraxfußes; kommt eine Nebenfunction hinzu oder wechselt gar die Function, so können auch hier, wie an vielen Beispielen bewiesen wurde, die ursprünglichen Verhältnisse vollständig verwischt werden.

Neapel, Zoologische Station im Januar 1895.

Litteraturverzeichnis.

Aurivillius, Carl W. S., Die Maskirung der oxyrhynchen Decapoden durch besondere Anpassungen ihres Körperbaues vermittelt. in: Svenska Akad. Handl. 23. Bd. Nr. 4 1889 72 pag.

Bate, C. Sp., Report on the Crustacea Macrura collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876 Vol. 24 1888.

Boas, J. E. V., **1.** Studier over Decapodernes Slägtskabsforhold. in: Vidensk. Selsk. Skrifter (6) 2. Bd. 1880 pag. 25—162.

—— **2.** Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malacostraken. in: Morph. Jahrb. 8. Bd. 1883 pag. 485—580.

Cano, G., Specie nuove o poco conosciute di Crostacei Decapodi del golfo di Napoli. in: Boll. Soc. Natural. Napoli Anno 4 1890 pag. 33—38.

Claus, C., **1.** Über einige Schizopoden und niedere Malacostraken Messinas. in: Zeit. Wiss. Z. 13. Bd. 1863 pag. 422—455.

—— **2.** Der Organismus der Phronimiden. in: Arb. Z. Inst. Wien 2. Bd. 1879 pag. 59—146.

Demoor, J., Recherches sur la marche des Crustacés. in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 9 1891 pag. 477—502.

Desmarest, A. G., Considérations généraies sur la classe des Crustacés. Paris 1825.

Gerstaecker, A., Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs. 5. Bd. 2. Abth. Gliederfüßler: Arthropoda. Leipzig und Heidelberg 1889 bis 1892.

Heller, C., Die Crustaceen des südlichen Europa. Wien 1863.

Huxley, Th. H., The Crayfish. An Introduction to the Study of Zoology. London 1889.

Kröyer, H., **1.** Forsög til en monographisk Fremstilling of Kräbsdyrslägten *Sergestes*. in: Vidensk. Selsk. Skrifter (5) 4. Bd. 1859 pag. 217—304.

—— **2.** Monografisk Fremstilling af Slägten *Hippolytes* nordiske Arter. Med Bidrag til Dekapodernes Udviklingshistorie. in: Vidensk. Selsk. Nat. Math. Afh. 9. Deel 1842 pag. 211—360.

Langer, Karl, Über den Gelenkbau bei den Arthrozoen. Vierter Beitrag zur vergl. Anat. und Mechanik der Gelenke. in: Denkschr. Math.-Nat. Classe Akad. Wiss. Wien 13. Bd. 1860 pag. 99—140.

List, Theodor, Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat der Arthropoden. I. Theil *Astacus fluviatilis.* in: Morph. Jahrb. 22. Bd. 1895 pag. 380—440.

Milne-Edwards, H., **1.** Histoire naturelle des Crustacés. Tome 2 Paris 1837.

—— **2.** Observations sur le squelette tégumentaire des Crustacés décapodes et sur la morphologie de ces animaux. in: Ann. Sc. N. (3) Tome 16 1851 pag. 221—291.

Müller, Fritz, Die Putzfüße der Kruster. in: Kosmos 8. Bd. Leipzig 1880 pag. 148—152.

Müller, G. W., Die Ostracoden etc. in: Fauna Flora Golf. Neapel. 21. Monographie 1894.

Müller, Joh., Handbuch der Physiologie des Menschen. 2. Bd. Coblenz 1837.

Parker, T. J., & J. G. Rich, Observations on the Myology of *Palinurus Edwardsii*, Hutton. in: Macleay Mem. Sydney 1893 pag. 159—178.

Risso, A., **1.** Histoire naturelle des Crustacés des environs de Nice. Paris 1816.

—— **2.** Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale. Tome 5 Paris 1826.

Roux, P., Crustacés de la Méditerranée et de son litoral. Paris 1828.

Stebbing, Th. R. R., A History of Crustacea. London 1893.

Strasser, H., Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische. Stuttgart 1882.

Thallwitz, S., Decapoden-Studien [etc.] in: Abh. Ber. Mus. Dresden Nr. 3 1891.

Thompson, W., Remarks on *Nika edulis.* in: Proc. Z. Soc. London Part 24 1856 pag. 102—105.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 4.

Fig. 1. *Penaeus caramote*: *a—e* erster—fünfter Thoraxfuß (ohne Berücksichtigung der Exopoditen) rechts. Länge des Cephalothorax 40,3 mm, des Abdomens 72,5 mm.

Fig. 2. *Penaeus caramote*: Haare eines Abdominalfußes.

Fig. 3. *Penaeus membranaceus*: *a—e* erster—fünfter Thoraxfuß rechts; Länge des Cephalothorax 43,0 mm, des Abdomens 69,5 mm.

Fig. 4. *Penaeus caramote*: IX.—XIII. Segment des inneren Skelettes (Endophragmalsystemes). *W. G*, weiche Gelenkhaut. Vgl. Textfigur 1 pag. 79.

Fig. 5. *Palaemon serratus*: *a—e* erster—fünfter Thoraxfuß rechts; Länge des Cephalothorax 47,6 mm, des Abdomens 55,5 mm.

Fig. 6. *Palaemon serratus*: Schwanzflosse mit vorletztem Segmente. 20. Segment. *Ex*, *En*, Exo- und Endopodit des vorletzten Segmentes.

Fig. 7. *Palaemon serratus*: Aus einem Querschnitte durch das 5. Glied des 5. Thoraxfußes. Hypodermiszellen (*Hyp*) an der Stelle des Hauptseptums. Vgl. Taf. 5 Fig. 24. *Cut*, Cuticula.

Fig. 8. *Palaemon serratus*: ebendaher. Ansatz der Muskelzellen (*Mu*) an die Hypodermiszellen (*Hyp*).

Fig. 9. *Palaemon serratus*: Entstehung einer Sehne aus den Bildungszellen (*Bi*) noch mit Protoplasma (*Pr*) und Kern; *Au*, Ausscheidungsproduct, *Mu*, Muskelzellen. Einem Querschnitte durch das Scherenglied des 2. Thoraxfußes entnommen.

Fig. 10. *Leucifer typus*: Dritter Thoraxfuß. (I.—VII.) erstes bis siebentes Glied.

Fig. 11. *Lysmata seticaudata*: Längsschnitt durch den untersten Theil des 6. und den oberen des 5. Gliedes eines 2. Thoraxfußes. M_6, Muskulatur des 6. Gliedes, $M5_1 - M5_5$, Beuger und Strecker der einzelnen Gliedchen des 5. Gliedes. *Ge*, Gelenkhaut.

Fig. 12. *Palaemon serratus*: Querschnitt durch den Exopoditen des 19. Segmentes. Hälfte des Schnittes.

Fig. 13. *Stenopus spinosus*: Längsschnitt durch den unteren Abschnitt des VI. und oberen des V. Gliedes eines 5. Thoraxfußes.
M_6, Muskulatur des VI. Gliedes.

Fig. 14. *Stenopus spinosus*: Fünfter Thoraxfuß rechts.

Fig. 15. *Pandalus heterocarpus*: Bürste des 3. Gliedes am 2. Thoraxfuße.

Fig. 16. *Pandalas heterocarpus*: *a*, erster Thoraxfuß rechts, *aa*, erster Thoraxfuß links, *b—e*, zweiter — fünfter Thoraxfuß rechts. Länge des Cephalothorax 40,5 mm, des Abdomens 40,3 mm.

Fig. 17. *Lysmata seticaudata*: *a—e*, erster — fünfter Thoraxfuß rechts. Länge des Cephalothorax 18,4 mm, des Abdomens 30,0 mm.

Fig. 18. *Palinurus vulgaris*: Muskulatur des II. + III. Gliedes des ersten (*a*) und fünften (*b*) Thoraxfußes.

Fig. 19. *Callianassa subterranea*: *b—e* Endglieder des zweiten — fünften Thoraxfußes der linken Seite. $^2/_1$. *a*, rechter erster Thoraxfuß in nat. Gr.

Tafel 5.

Fig. 20. *Eriphia spinifrons*: Darstellung der Gehbahnen während des Seitwärtsganges (vgl. im Texte pag. 135).

Fig. 21. *Stenopus spinosus*: zeigt das Verhalten der Cuticula-Schichten an der Stelle der scheinbaren Gelenkverbindung von secundären Gliedern. Unterbrechung der Schicht *X* (vgl. im Texte pag. 101).

Fig. 22. *Leucifer typus*: XVIII. und XIX. Segment.

Fig. 23. *Lysmata seticaudata*: Querschnitt in der Nähe einer secundären Gelenkverbindung.

Fig. 24. *Palaemon serratus*: Querschnitt (schematisch) durch das 5. Glied (obere Hälfte) eines 5. Thoraxfußes.

Fig. 25. *Penaeus caramote*: das 6. Gelenk des 2. Thoraxfußes.

Fig. 26 a, b, c. *Palaemon serratus*:

a. Das 6. Gelenk des 5. Thoraxfußes. (V.) fünftes und (VI.) sechstes Glied; *7,8* die Drehpunkte. *F*, Skeletfalte, die nach innen vorspringt und einen Balken bildet.

b. Die Gelenkverbindung des 5. Gliedes (*7,8*) des 5. Thoraxfußes von oben gesehen, die Balken (*B*) jederseits.

c. Die Gelenkverbindung des 5. Gliedes des 2. Thoraxfußes von oben gesehen, ein Balken (*B*).

Fig. 27. *Palaemon serratus*: Sechstes Gelenk des 4. Thoraxfußes. *a*, Sehne des Beugers, *b*, Sehne des Streckers, *c*, Sehne des 3. Muskels.

Fig. 28. *Maja squinado*: Umriss (*U*), Grundriss (*G*) und Aufriss (*A*) eines und desselben 4. Thoraxfußes (vgl. im Texte pag. 158 und 159).
X, *Y*, *Z* die 3 Achsen des räumlichen Koordinaten-Systemes.
a, *b*, *c*, *d*, 3, 4 u. s. w. bezeichnen die Drehpunkte der Gelenkachsen.

Tafel 6.

Darstellung der Gelenkachsen bei verschiedenen Lagen desselben Beines wie bei Taf. 5 Fig. 28 im Grund- und Aufriss (*G* und *A*). Vgl. im Texte pag. 159.
Die Tetraëder sind mit einer Ausnahme nur durch ihre Achsen dargestellt.

1. Lage: *a*,*b*; *c*,*d*; 3,4; 5,6; 7,8; 9,10; 11
2. Lage: *a*,*b*; *c*,*d*; 3′,4′; 5′,6′; 7′,8′; 9′,10′; 11′
3. Lage: *a*,*b*; *c*,*d*; 3″,4″; 5″,6″; 7″,8″; 9″,10″; 11″

} schwarz gezeichnet.

4. Lage: *a*,*b*; *c*,*d*; 3,4; 5,6; 7‴,8‴; 9‴,10‴; 11‴
5. Lage: *a*,*b*; *c*,*d*; 3,4; 5,6; 7,8; 9,10; 11 zum Theil roth gezeichnet.

X, *Y*, *Z* die drei Achsen des räumlichen Koordinaten-Systems.

Osservazioni sul foglietto epidermico superficiale degli embrioni dei Pesci ossei.

Del

Dott. Fed. Raffaele
di Napoli.

Con la tavola 7.

Si sa da molto tempo che, alla superficie del blastoderma dei Pesci ossei, il foglietto ectodermico superficiale si differenzia precocemente in uno strato di cellule laminari. Alcuni autori tedeschi lo hanno chiamato Deckschicht, i Francesi lame enveloppante. Spesso riesce, sebbene non troppo facilmente, di vederlo sulle uova viventi; ed a me era capitato più volte di osservarlo, mentre studiavo lo sviluppo di varie specie marine, e di notarvi alcune interessanti peculiarità, ma non vi avevo ancora dedicato di proposito la mia attenzione. Ora, nella scorsa estate, furono pescate in gran copia certe uova attaccate mediante speciali filamenti a corpi galleggianti, le quali appartengono, secondo ogni probabilità, ad una specie di *Exocoetus*, come già altrove ho detto nel farne la descrizione[1]. E queste uova mi hanno fornito un materiale interessante per lo studio dello epitelio suddetto.

Metodi di preparazione.

Le uova furono uccise in varii liquidi fissatori[2]; ma mi sono principalmente servito di quelle fissate in una miscela di alcool

[1] Uova di *Scombresox*, di *Exocoetus* e di *Crystallogobius*. in: Boll. Soc. Natural. Napoli Vol. 8 1895 pag. 127.

[2] Mi sono stati anche utili, sotto certi riguardi, le seguenti miscele, suggeritemi dall' amico prof. S. Apáthy: 1) Acido picrico (soluz. satura in acqua), ac. acetico (1%), ac. osmico (1‰); 2) Sublimato (soluz. satura in soluz. di NaCl al 0,5%), acido acetico (1%).

assoluto, sublimato e acido acetico[1] e di quelle trattate con liquido di Hermann (1—3 giorni); taluni preparati sono anche stati fatti con pezzi fissati con liquido di Flemming (soluzione forte). La miscela di Hermann mi è stata di gran lunga più utile di tutti gli altri liquidi adoperati; essa presenta varii vantaggi. In primo luogo coagula uniformemente tutta la massa dell' uovo, sicchè il blastoderma rimane ben disteso sul vitello che diventa compatto e considerevolmente duro. Inoltre, dopo che l'uovo è rimasto almeno 24 ore nel liquido di Hermann, se lo si passa direttamente nell' acqua e quivi si apre e si porta via la capsula (operazione molto semplificata dalla retrazione subita dal vitello insieme col blastoderma), riesce molto facile distaccare il blastoderma separandolo dal periblasto che rimane quasi sempre aderente al vitello. È vero che, sopratutto negli stadii giovani, finchè il blastoderma non ha rivestito tutto il vitello, spesso non si può distaccare tutt' intero il blastoderma con l'abbozzo dello embrione e bisogna contentarsi di ottenerne lembi più o meno estesi; ma ciò non costituisce un grave inconveniente per lo studio dell' epidermide, tanto più che è pur sempre indispensabile lacerare il blastoderma per distenderlo sul portoggetti. E del resto val molto meglio avere dei pezzetti di blastoderma, siano pure piccoli, isolati, anzi che larghi lembi aderenti al periblasto che, assorbendo fortemente le sostanze coloranti, rende malagevole e mal sicura l'osservazione.

Il liquido di Hermann dà poi, come in molti altri casi, ottimi risultati istologici, perchè mette bene in evidenza le strutture cellulari, delimita nettamente i contorni delle cellule e opera al tempo stesso buone fissazioni nucleari, specialmente delle mitosi. I migliori preparati per lo studio complessivo dell'epidermide li ho avuti con pezzi fissati con questa miscela.

La miscela cromo-osmio-acetica (forte) di Flemming ha un' azione molto simile a quella della precedente; produce maggiore contrazione di tutta la massa dell' uovo e dilata molto la capsula; ne ho fatto poco uso, ma mi pare, che, nel caso attuale, sia da preferirsi il liquido di Hermann.

La miscela di alcool, sublimato e acido acetico ha una azione notevolmente diversa da quella del liquido di Hermann: essa coagula il vitello facendolo distaccare dal periblasto, che aderisce fortemente al blastoderma. Tra questo e la capsula rimane uno spazio molto angusto, ciò che rende un poco più difficile che nel

[1] Secondo Mingazzini.

caso precedente di allontanare la capsula senza ledere il contenuto; ma invece, riescita che sia questa operazione, è agevolissimo poi distaccare in tutti gli stadii il blastoderma con l'abbozzo embrionale (e il sottostante periblasto) interi ed intatti (s'intende che, quando il blastoderma copre più della metà della sfera vitellina, è necessario lacerarlo per cavar fuori il vitello).

Mentre il liquido di HERMANN indurisce molto il blastoderma rendendolo quasi rigido, quest' altro fissativo lo lascia molle e flessibile, tanto che lo si può distendere in larghi lembi sul portoggetti. Ma d'altra parte la sottile membrana, per la sua pieghevolezza, è molto suscettibile a ripiegarsi e avvolgersi su sè stessa, mettendo a dura prova la pazienza del preparatore. Altro inconveniente è la difficoltà o piuttosto l'impossibilità di eliminare il periblasto e di isolare la porzione epiteliale del blastoderma; talvolta a caso il periblasto si distacca per un certo tratto nel lacerare il blastoderma con gli aghi e si hanno allora preparati molto migliori; ma per lo più ciò non accade; e il periblasto, avido com' è delle sostanze coloranti, riesce alquanto molesto, sebbene non impedisca a chi ha acquistato una certa abitudine di vedere i particolari di struttura delle cellule che lo ricoprono o gli stanno sotto, secondo che il pezzo è adagiato sul portoggetti.

Riguardo alla conservazione delle strutture cellulari e nucleari, la miscela di alcool, sublimato e acido acetico agisce meno bene di quella di HERMANN, e sopratutto le fa apparire meno accentuate; ma dà pure risultati buoni, e migliori certamente per quel che riguarda le fibre acromatiche delle mitosi.

Per ottenere lembi di blastoderma ben distesi e rendere al tempo stesso più facili e spedite le colorazioni e i trattamenti successivi necessarii per chiudere definitivamente il preparato nel balsamo del Canadà, mi son servito del seguente metodo, che mi sembra avere una certa utilità quando si vogliano fare preparazioni permanenti di piccoli pezzetti di tessuti, specie se di membrane sottili, che convenga aver distese; poichè esso permette di trattare i preparati come se fossero sezioni in serie, facilitando le manipolazioni ed evitando molti fastidii ben noti a chi ha pratica di preparazioni microscopiche.

Dopo che le uova erano state trattate a sufficienza con alcool iodato, per estrarne il sublimato, le aprivo nell' alcool e trasportavo gradatamente (o anche direttamente, ciò che non mi pare molto dannoso) i blastodermi in acqua distillata. Li portavo poi in una goccia d'acqua posta verso un estremo del portoggetti sulla cui porzione

centrale avevo precedentemente disteso un sottile strato del miscuglio di albume d'uovo e glicerina proposto varii anni addietro dal Mayer per attaccare le sezioni. Dilaceravo il blastoderma nella goccia d'acqua e ne distendevo i lembi, adagiandoli di preferenza, quando era possibile, col periblasto in giù; poi riunivo lo strato d'albume e glicerina con la goccia d'acqua, mediante una striscia d'acqua, e vi trascinavo con la punta dell' ago i pezzetti di blastoderma, curando di farli stare ben distesi e aderenti al portoggetti. Asciugata bene l'acqua, assorbendo con carta bibula anche quella che restava aderente ai pezzi, versavo cautamente sul portoggetti, mediante una pipetta, qualche goccia d'alcool a 90% che, coagulando l'albume, faceva attaccare i pezzi al vetrino. Dopo ciò trattavo i preparati come si usa per le sezioni in serie.

Come si vede, il processo è simile a quello adoperato dal Flemming per i preparati di dissociazione dei testicoli di anfibii; sol che, in questo caso, lo stesso liquido testicolare faceva le veci dell' albume.

Quando si colorano i pezzi dopo averli attaccati, lo strato d'albume si colora anch' esso alquanto; ma ciò non rappresenta ordinariamente un troppo grave inconveniente.

Questo metodo, applicabile ai blastodermi conservati, sia con miscele a base di sublimato sia, come credo, senz' averne peraltro esperienza, con tutti quei liquidi che lasciano i tessuti molli e pieghevoli, non riesce quando il liquido fissatore è quello di Hermann, poichè i pezzi di blastoderma, per la rigidità acquistata, non aderiscono al portoggetti. D'altronde, la loro rigidità stessa rende inutile il processo, poichè essi non si ripiegano e possono più facilmente trasportarsi da un liquido all' altro e finalmente nel balsamo in uno stato di distensione sufficiente.

Per colorare i pezzi mi sono servito, oltre che dell' ematossilina (sotto forma di Hämalaun di Mayer) e del carminio (Carmalaun e Paracarmin), i quali non mi potevano sempre dare risultati sufficienti, della safranina di Pfitzner, del triplice trattamento di Flemming (safranina, violetto di genziana, orange G), della reazione ferro-emateinica di Heidenhain, di questa, combinata con la colorazione preventiva con bleu d'anilina, secondo le recenti indicazioni del medesimo autore, e finalmente del cloruro d'oro (soluzione acquosa 1% per 2—24 ore) con riduzione mediante l'acido formico (soluzione acquosa 1% per 4—24 ore) alla luce diffusa.

Quest' ultima reazione riesce benissimo su pezzi alcoolici, anche se sono rimasti per varii mesi nell' alcool al 90%; e mentre mi ha

dato ottime preparazioni con oggetti fissati con liquido di HERMANN, è utilissima per colorare le strutture protoplasmatiche e i limiti cellulari, nonchè le sostanze nucleari, di quelli trattati con le miscele di sublimato e acido acetico, con o senza alcool.

Tutti i suddetti metodi di colorazione mi sono stati utili, quale per un verso, quale per altro, ma i preparati più istruttivi sotto ogni rapporto sono stati quelli fatti con la reazione dell' oro e quelli trattati col processo di FLEMMING (dopo fissazione con liquido di HERMANN); la colorazione è, come FLEMMING medesimo confessa, incostante ed ineguale, ma quasi sempre si trova nel preparato qualche punto ottimo, ed io ancora oggi (Marzo) posseggo preparati chiusi in balsamo nel Luglio, i quali, sebbene poco eleganti nell' aspetto (per l'eccesso di colore che è utile lasciare), si prestano ancora mirabilmente all' esame microscopico e conservano tutta la primitiva nettezza e intensità di tinta.

Le mie osservazioni cominciano dagli stadii indicati da HENNEGUY[1] con *A* e *B*, cioè da quando il blastoderma si è abbassato sul vitello e sono comparsi l'anello embrionale e il primo inizio dello scudo embrionale. È notissimo l'aspetto che presentano i blastodermi a quell' epoca, e mi basterà pertanto ricordare che vi si distinguono, guardandoli di fronte, una porzione centrale più, e una periferica meno trasparente. La differente trasparenza è molto più sensibile nei blastodermi conservati con liquidi fissatori, di quel che nei viventi, e dipende dall' esservi nella porzione più opaca 5 a 6 e più strati di cellule molto stivate tra loro, nell' altra soltanto 3 a 4 (stadio *A*), che ben presto si riducono a due. Questi sono la continuazione dei due strati più superficiali dello scudo e dell' anello embrionali e costituiscono l'epidermide embrionale. Sulle uova viventi non è facile constatarne l'esistenza, ma pur vi si riesce, specialmente se s'illumina obliquamente l'oggetto. Se i blastodermi sono stati fissati con sublimato (o con miscele di sublimato e acido acetico, con o senza aggiunta di alcool) e poi colorati, si vedranno chiaramente, nella porzione chiara, alzando e abbassando il tubo del microscopio, due strati di nuclei, sotto ai quali si mostrano quelli più grossi del

[1] HENNEGUY, L. F., Recherches sur le développement des Poistons osseux. Embryogénie de la Truite. in: Journ. Anat. Phys. Paris 24. Année 1888 pag. 413 e 525.

periblasto; i limiti e i territorii cellulari rimarranno invisibili, ma saranno posti molto bene in evidenza mediante il trattamento con cloruro d'oro. Trattando, con le debite precauzioni, i blastodermi freschi con nitrato d'argento si avranno invece nettamente disegnati i contorni cellulari dello strato epidermico superficiale. La fissazione con acido picrico concentrato e meglio con miscele contenenti acido osmico, specialmente con quella di HERMANN, rende le cellule più accentuate, mettendone in rilievo le strutture.

I due strati (fig. 1) dell' epidermide sono notevolmente diversi l'uno dall' altro. Quello profondo è fatto di cellule di mediocre grandezza, piuttosto massicce, sebbene alquanto schiacciate, ricche di sostanza cellulare (epperò si colorano con una certa intensità e s'imbrunano sotto l'azione dell' acido osmico), con nuclei discretamente tingibili e, nello stato di riposo, contenenti un reticolo cromatinico piuttosto fitto. La forma delle cellule viste di fronte è rotondeggiante o tende a quella di esagono regolare; esse sono presso che eguali tra loro, e ben delimitate, quelle specialmente che più sono prossime allo scudo e all' anello embrionali, mentre verso la parte centrale del blastodisco le cellule divengono mano mano più sottili, a contorni meno accentuati, e tendono a dislocarsi.

Le cellule dello strato superficiale sono invece addirittura laminari, molto più estese in superficie delle inferiori (cinque o sei di queste sono ricoperte da una cellula superficiale), anch' esse per lo più di forma esagonale più o meno regolare, poco diseguali le une dalle altre, limitate da una sottile ma nettissima linea la quale si vede talvolta anche a fresco, ma si palesa molto bene col cloruro d'oro; esse costituiscono un tipico mosaico molto regolare. Oltre che per le dimensioni e per lo spessore, queste cellule si differenziano a prima vista da quelle dello strato profondo per essere molto più povere in sostanza cellulare e, per conseguenza, meno atte a colorarsi, per avere nuclei più grossi, più pallidi e con reticolo cromatinico più rado[1]; e finalmente perchè, mentre esse combaciano perfettamente le une con le altre come i pezzi d'un mosaico, quelle dello strato inferiore, sopratutto nella porzione più trasparente del blastoderma,

[1] L'aspetto del reticolo cromatinico varia molto secondo i liquidi fissatori adoperati; qui mi riferisco alle fissazioni con miscela di sublimato, acido acetico ed alcool; non escludo che vi possa essere in questo caso qualche alterazione da parte del reattivo, ciò peraltro non menoma la giustezza del criterio diagnostico differenziale.

spesso lasciano tra loro lacune, non formando uno strato perfettamente continuo.

Stante la diversa tingibilità dei due strati, sono da preferirsi per l'esame microscopico quei preparati in cui essi si trovano nella posizione che occupano nell' uovo, in cui, cioè, lo strato superficiale è rivolto verso l'osservatore, poichè, mentre attraverso questo si possono benissimo vedere anche le più delicate strutture delle cellule situate al disotto, non egualmente bene riesce di studiare il primo quando si trova ricoperto dallo strato profondo. Si aggiunga che, quando il periblasto rimane aderente al blastoderma, per la intensa colorazione che assume e per la sua granulosità, esso, alquanto incomodo anche se sottoposto, impedisce ogni accurato esame delle cellule epidermiche se viene a coprirle nella preparazione.

Se, a questo stadio, le cellule dei due strati dell' epidermide sono già tanto diverse per caratteri istologici, esse si mostrano anche differenti in una importante funzione vitale, cioè nella proliferazione. Mentre nello strato profondo spesseggiano le mitosi, di cui si trovano parecchie e nei più diversi stadii nel campo visivo (i nuclei e rispettivemente le cellule in divisione vi rappresentano su per giù il 10 % del numero totale), in quello superficiale, invece, esse sono rarissime; talvolta in interi blastodermi vi sono uno o due nuclei in divisione, talora forse anche nessuno.

Procedendo lo sviluppo, il blastoderma si estende e ricopre una porzione sempre maggiore della sfera vitellina, e al tempo stesso lo scudo embrionale si allunga, s'inspessisce nel mezzo, e vi comincia man mano ad apparire l'abbozzo dell' embrione. La parte più trasparente del blastoderma diviene più estesa e più sottile pel continuo estendersi in superficie e appiattirsi delle cellule che formano i due strati dell' epidermide, e va sempre più accentuandosi una certa differenza tra l'epidermide che è direttamente a contatto del periblasto e può, fin da ora, chiamarsi epidermide del sacco vitellino o estraembrionale, e quella che ricopre l'abbozzo dell' embrione, che può convenientemente dirsi epidermide embrionale. Questa differenza è dapprima più manifesta nello strato profondo e consiste nel fatto che, mentre le cellule della porzione embrionale continuano ad essere stivate tra loro, alquanto massicce e a contorni bene accentuati, quelle estraembrionali si vanno continuamente appiattendo e dislocando e, divenendo sempre meno ricche di sostanza cellulare, non lasciano punto, o lasciano molto debolmente apparire i loro limiti, sicchè la loro esistenza finisce per non essere palesata se non dai

nuclei. Questi, per lo estendersi delle cellule in superficie, si allontanano gli uni degli altri; e poichè l'allargarsi delle cellule non è regolare nè eguale per tutte, nè uniforme in tutte le direzioni, i nuclei si trovano sparsi con una certa irregolarità, e ora se ne veggono due o tre vicinissimi, ora tra due nuclei intercede una considerevole distanza. E i nuclei stessi della porzione vitellina sono e divengono sempre più diversi nell' aspetto da quelli della embrionale, perchè nei preparati colorati si mostrano più pallidi; a ciò si aggiunga che le mitosi continuano a mostrarsi con una certa frequenza nella porzione embrionale, mentre in quella estraembrionale divengono ogni momento più rare.

Lo strato superficiale dell' epidermide subisce le stesse modificazioni di quello profondo, in quanto le sue cellule divengono più ampie e più laminari; ma i contorni delle cellule, anzi che attenuarsi e sparire, si vanno maggiormente accentuando col progredire dello sviluppo, e il combaciamento delle cellule tra loro non cessa mai dall' essere, com' era negli stadii giovanissimi, perfetto, salvo qualche lacuna molto limitata e ben circoscritta di cui sarà parola a pag. 184. L'aumento delle cellule epidermiche superficiali, in estensione, accade irregolarmente, come ho detto essere per quelle profonde, e la irregolarità si palesa qui anche meglio, per esser conservati i limiti cellulari. La primitiva forma esagonale regolare va rapidamente scomparendo, le cellule si allargano inegualmente e si deformano in tutte le direzioni, sicchè accade d'incontrare cellule colossali e cellule relativamente piccole, cellule triangolari, quadrangolari e via via fino alle decagonali e dodecagonali, spesso irregolarissime, talora molto allungate in una direzione, a contorni ora rettilinei ora curvi; e, in questo caso, per l'intimo combaciamento già notato, tra cellula e cellula, alla convessità di un lato d'una di esse corrisponde una concavità identica del lato adiacente d'un' altra (v. tav. 7 fig. 2, 10).

Ho detto poc' anzi, che dapprincipio non si palesa notevole differenza tra le cellule epidermiche superficiali embrionali e quelle estraembrionali; ma, a misura che l'abbozzo dell' embrione si sviluppa, si stabilisce una sempre crescente differenza nelle dimensioni, poichè le prime assumono dimensioni molto inferiori alle altre (fig. 3 e 2).

Questa differenza aumenta fino a un certo punto dello sviluppo, ma poi diminuisce di nuovo, poichè le cellule del sacco vitellino divengono più piccole, per ripetute divisioni, e, negli embrioni prossimi ad uscire dal guscio e nelle giovani larve appena sgusciate,

sono poco maggiori di quelle embrionali. E mentre si eguagliano le dimensioni tra le cellule d'una parte e dell' altra dell' epidermide, le cellule ridivengono presso che eguali tra loro e si avvicinano per la massima parte alla forma di esagoni quasi regolari che avevano prima.

Le cause dei cambiamenti di forma delle cellule epidermiche superficiali debbono senza dubbio ricercarsi e nei rapporti che quelle cellule hanno con la sfera vitellina e con l'abbozzo embrionale, e nel modo intimissimo come esse sono unite le une alle altre, per cui la deformazione di una cellula deve avere per conseguenza corrispondenti deformazioni delle cellule adiacenti. Dapprincipio, quando il blastoderma, nello stadio di morula e in quello di abbassamento che succede, occupa una calotta minore della mezza sfera, e non ancora si solleva l'abbozzo embrionale, le cellule superficiali sono tutte quasi nelle medesime condizioni di tensione e possono liberamente accrescersi in tutte le direzioni, epperò assumono la forma di esagoni regolari, che è la conseguenza necessaria della reciproca uniforme pressione di cellule discoidali di raggio eguale, disposte in uno strato e sottoposte tutte alle medesime leggi di accrescimento. A conservare per alcun tempo la forma regolare e la isodiametricità di tutte le cellule contribuisce l'assenza (o, per lo meno, grande scarsezza) di divisioni cellulari. La formazione dell' anello e dello scudo embrionali, il continuo aumentar di spessore di questo, e le successive modificazioni che vi hanno per risultato la formazione dell' abbozzo embrionale, disturbano la uniformità di tensione del foglietto epidermico. Questo viene continuamente sollevato dal corpo dell' embrione, che a poco a poco si estolle dalla superficie del vitello, e poichè d'altra parte esso alla periferia aderisce intimamente allo strato corticale del vitello, ne risulta sulle cellule, che ricoprono l'abbozzo embrionale, una considerevole trazione in senso normale e parallelo all' asse longitudinale dell' embrione. Di questa trazione si hanno indizii manifesti nello stiramento che subiscono le cellule dei due strati dell' epidermide ai lati dell' abbozzo embrionale, stiramento che si fa trasversalmente all' asse dello embrione. In realtà il processo è molto più complicato, perchè non soltanto il corpo dell' embrione aumenta anche in lunghezza (e tende perciò a stirare il foglietto epidermico anche nel senso del suo asse longitudinale), ma si solleva inegualmente dal vitello, e ciascuna parte di esso che si va modellando (cervello, globi oculari, protovertebre ecc.) esercita trazioni in vario senso e misura su le cellule epidermiche. Sarebbe difficile compito e di scarso interesse per l'argo-

mento che ci occupa l'analizzare minutamente questo problema meccanico; io ho voluto soltanto accennarlo per dar ragione delle deformazioni delle cellule epidermiche.

Fino a tanto che il blastoderma giunge all' equatore, la tensione dei suoi foglietti aumenta sempre; è evidente che il blastoderma è, per così dire, forzato a rivestire la sfera vitellina la quale in certe uova vien costretta all' equatore e subisce una notevole deformazione, che dà l'impressione d'un cappuccio elastico che si faccia calzare stentatamente su una palla anch' essa elastica. Oltrepassato che sia l'equatore la tensione non cessa, ma è mantenuta dal continuo aumentar di volume del corpo dell' embrione.

Oltre alla trazione esercitata dall' abbozzo embrionale sulla epidermide del sacco vitellino, sembra ve ne sia anche una prodotta dall' anello embrionale. E, prima di parlarne, premetto poche parole sui rapporti topografici dell' epidermide col margine del blastoderma; riguardo ai quali sono in grado di confermare pienamente quel che ne dice il Virchow[1] nella sua recente comunicazione sulle uova dei Salmoni.

È noto, e nuovamente dal Virchow stesso ripetuto, che allo stadio della morula e durante l'abbassamento del blastoderma, finchè comincia la così detta invaginazione, al margine del blastoderma fanno corona varie serie di nuclei periblastici, i quali poi man mano (passivamente, secondo vuole l'autore su citato, e forse con ragione) passano sotto al blastoderma, sicchè, quando l'anello embrionale e lo scudo embrionale sono formati (stadii ai quali, come ho detto, cominciano le mie presenti osservazioni), i nuclei periblastici formano una fitta corona sotto l'anello embrionale e l'eminenza codale (bourgeon caudal, Randknospe) che si va formando. Lo strato epidermico superficiale non piglia parte, com' è oramai concordemente ammesso da tutti, all' invaginazione, ma si continua al difuori di questa e ben presto la eccede di un tratto, formando quel che gli autori tedeschi chiamano lembo marginale (Randsaum). D'ora innanzi questo lembo è sempre presente; ciò vuol dire che lo strato superficiale dell' epidermide precede costantemente i sottostanti tessuti del blastoderma nel ricoprire il vitello. Le cellule periferiche dello strato superficiale sono disposte in maniera che il loro lati liberi, verso il vitello, formano tutti insieme un cerchio perfetto

[1] Über das Dottersyncytium und den Keimhautrand der Salmoniden. in: Verh. Anat. Ges. 8. Vers. 1894 pag. 66—77.

che si delinea sullo strato corticale del vitello, come una linea nettissima, per solito, specie negli stadi più avanzati e poco prima della chiusura del blastoporo, alquanto più spessa degli altri limiti cellulari; le cellule spesso hanno forma di pentagono in cui i due angoli adiacenti al lato libero sono presso che retti. Il lembo marginale è fatto di una o due (fino a tre, secondo VIRCHOW nei Salmoni) corone di cellule epidermiche. Quando il blastoporo è alquanto ridotto, le cellule marginali si allungano in direzione radiale, e questo stiramento si propaga per così dire fino a due, tre e più serie di cellule concentriche alla serie periferica; anche nello strato profondo dell' epidermide e nello strato inferiore (mesodermico) gli elementi si dispongono radialmente al margine, e nel sottoposto periblasto si veggono anche strie protoplasmatiche radianti. Questa disposizione raggiata si accentua sempre più a misura che il blastoporo s'impiccolisce, sicchè la calotta di vitello ancora scoperta sembra un centro d'attrazione intorno a cui convergano gli elementi che formano il margine del blastoderma. Il sistema radiale è interrotto dall' eminenza codale; in corrispondenza di questa il lembo marginale, fatto di sole cellule ectodermiche superficiali, è molto angusto e va poi gradatamente allargandosi verso l'orlo anteriore del blastoporo, assumendo così a un dipresso la forma di crescente lunare.

Ora, possiamo spiegarci la trazione esercitata dall' anello embrionale sulle cellule epidermiche e la disposizione raggiata che ne risulta, ammettendo che l'orlo del blastoporo sia spinto indietro dall' allungarsi del corpo dell' embrione, con il quale esso formerebbe per così dire un sistema rigido, e trascini con sè in questo suo spostamento e i foglietti epidermici soprastanti e il sottostante periblasto. Evidentemente questo assunto è del tutto contrario alla teoria della concrescenza intesa com' è da HIS e più recentemente da HERTWIG, e presuppone un allungamento dell' embrione per intussuscezione secondo le idee di BALFOUR; essa presuppone altresì che il capo dell' embrione sia un punto fisso o presso che fisso rispetto alla sfera vitellina. Che questa immobilità del capo sia vera, mi pare, checchè si voglia dire in contrario, dimostrata in modo irrefutabile dallo sviluppo dello *Engraulis encrasicholus*, descritto e figurato dal WENCKEBACH[1] e da me[2]; io rimando alle figure dell' autore olandese chi desideri con-

[1] De embryonale ontwikkeling van de Ansjovis. in: Verh. Akad. Amsterdam Deel 26 1887.

[2] Le uova galleggianti ecc. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 8. Bd. 1888 pag. 59.

vincersi della cosa. Il KOPSCH[1], nei suoi recenti studii sull' accrescimento dell' embrione di *Salmo*, mi pare giunga a conclusioni identiche. D'altronde io non ho l'intenzione di entrare in una così disputata questione e, aspettando che ulteriori studii la risolvano in modo da mettere d'accordo tutti i fenomeni osservati, compreso questo rilevato da me della trazione esercitata dall' orlo del blastoporo, ritorno allo argomento che direttamente mi interessa.

Chiuso il blastoporo, cessa la disposizione radiale; ma l'epidermide continua ad essere mantenuta in uno stato di tensione alla superficie del vitello, e questa tensione dura poi presso che inalterata fino a tanto che tutto il vitello è stato assorbito; così che, sebbene la massa vitellina vada continuamente scemando, non accade mai di vedere che il sacco che la contiene si afflosci o raggrinzi.

Le cellule superficiali dell' epidermide continuano ancora per un pezzo ad avere dimensioni e forme varie; le più grandi, talora colossali, si trovano sul sacco vitellino; nei pressi dell' embrione esse vanno in generale rimpicciolendosi e passano per gradi a quelle più piccole che ricoprono il corpo dell' embrione. Ora in esse si trovano frequenti le divisioni, le quali essendo spesso ineguali, contribuiscono ad accrescere l'ineguaglianza e l'irregolarità delle cellule.

Sembra a prima giunta piuttosto strano che appunto dopo chiuso il blastoporo si accentui il processo proliferativo dell' epidermide anche nel sacco vittellino, ma bisogna riflettere che, in primo luogo le ripetute divisioni, pur facendo aumentare il numero delle cellule, ne diminuiscono continuamente le dimensioni (nè le cellule crescono poi ulteriormente), sicchè non vi è aumento di superficie del foglietto epidermico; e che d'altra parte il compito dell' epidermide non è finito col completo rivestimento del vitello. L'embrione, che continua a crescere e sempre più si solleva e distacca dal vitello, ha bisogno di aumentare continuamente la superficie della propria epidermide, e questo aumento accade in parte per moltiplicazione delle cellule dell' epidermide embrionale, e in parte anche per continuo passaggio dell' epidermide estraembrionale in epidermide embrionale. La distinzione dell' epidermide in epidermide del sacco vitellino o estraembrionale ed epidermide embrionale è, per vero, puramente convenzionale e basata su uno stato di cose transitorio; l'una e l'altra sono parti di una medesima membrana e continuamente, fin dal primo

---

[1] Oberflächenbilder des sich entwickelnden Forellenkeimes. in: Verh. Anat. Ges. 8. Vers. 1894 pag. 60—66.

apparire dell' abbozzo embrionale, io credo che la prima passi nella seconda; poichè l'embrione si forma sotto l'epidermide e, sollevandola man mano, se ne avvolge, se mi si concede l'espressione, come d'un manto attillato.

Questo fatto ci dà ragione di varii fenomeni che abbiamo avuto occasione di constatare; e prima di tutto della continua tensione della epidermide sul vitello, e del graduale diminuire di volume del sacco vitellino senza che si notino fatti di riassorbimento cellulare, poi anche dell' attività proliferativa delle cellule estraembrionali dopo la chiusura del blastoporo, finalmente della deformazione delle cellule paraembrionali, come risultato della trazione esercitata dal corpo dell' embrione.

Verso gli ultimi tempi dello sviluppo dell' embrione nell' uovo, le cellule del foglietto epidermico superficiale si dividono e suddividono ripetutamente, come ho detto, senza che tra una o l'altra divisione il corpo della cellula aumenti di volume, cioè, in questo caso, di superficie; ciò si deve forse alla rapidità con cui le successive divisioni si seguono, e forse anche al fatto che il potere d'accrescimento delle singole cellule va man mano scemando col divenire esse più vecchie. Di questo invecchiamento delle cellule vi sono innegabili indizii, come dirò di qui a poco. Le cellule vanno così a poco a poco divenendo più piccole, e al tempo stesso diminuisce la differenza di dimensioni che vi era tra quelle del sacco vitellino e quelle embrionali. Inoltre esse vanno diventando più regolari e tendono a ripigliare la forma di esagoni più o meno regolari. Ciò induce a credere che le condizioni di tensione si mutino alquanto, forse per il graduale scemare della massa vitellina e per la minore trazione che viene esercitata da parte dell' embrione, il quale diviene sempre più indipendente dalla sfera vitellina. Quando l'embrione è uscito dall' uovo, tutte le cellule, o la maggior parte, sono più o meno esagonali ed isodiametriche. Una eccezione fanno quelle che occupano la zona mediana ventrale del sacco vitellino, le quali si mostrano molto ristrette ed allungate nel senso dell' asse longitudinale dello embrione. Anche questa deformazione è dovuta, secondo me, alla trazione che l'embrione esercita prevalentemente in senso longitudinale; questa trazione ci è dimostrata dal cambiamento di forma della massa vitellina, la quale, da sferica che era, quando l'embrione è sgusciato, diventa ellissoidale.

Di pari passo con i cambiamenti di forma e di grandezza, accadono nelle cellule epidermiche superficiali graduali modificazioni

che ne alterano le proprietà fisico-chimiche. I contorni delle cellule divengono sempre più accentuati e spessi, epperò sono tanto più facilmente visibili quanto più è avanzato lo sviluppo embrionale. Essi assorbono più intensamente certe sostanze coloranti, come l'ematossilina, la safranina, il violetto di genziana ecc.

Nell' embrione sgusciato l'ispessimento raggiunge il massimo grado. I margini delle cellule, a forza d'ispessirsi divengono dei veri muri, che si sollevano perpendicolarmente alla superficie dell' epidermide, la quale assume così, guardata di fronte, un aspetto, che ricorda quello d'un favo di miele, e risulta, difatti, costituita di tante cellette poligonali, per lo più esagonali (fig. 5).

Se si guarda una sezione trasversale d'un embrione, le pareti appaiono come tanti aculei che sporgono dalla pelle; a ingrandimento conveniente, ciascun aculeo si vedrà essere la sezione dei margini addossati di due cellule contigue (fig. 7). Questa curiosa modificazione delle cellule non avviene nella stessa misura su tutta la superficie dell' epidermide. Essa fa difetto in alcune regioni, come innanzi all' occhio, in corrispondenza del cristallino, sui fianchi dell' embrione e sull' istmo; ivi le cellule sono tutte piane e i contorni, sebbene netti, sono poco accentuati; per contrario è principalmente sviluppata sul dorso dell' embrione, sulle pinne pettorali, sulla faccia esterna dell' opercolo branchiale e sul sacco vitellino. E qui, stante la deformazione delle cellule nella regione ventrale, o distale che dir si voglia, se si osserva di fronte l'epidermide isolata e distesa, si vedranno i regolari alveoli trasformarsi, in corrispondenza di quella zona, in un reticolato irregolare a maglie allungate in una direzione, le cui trabecole sono tanto più ravvicinate tra loro quanto più sono prossime alla linea mediana ventrale del sacco vitellino (fig. 5 e 6). Ivi anzi le cellule si può dire che scompaiano addirittura lasciando traccia di sè in quel graticolato. Sulle sezioni, questo stato di cose si manifesta con l'essere le sporgenze dovute ai contorni cellulari, molto ed irregolarmente stivate fra loro (fig. 8).

La modificazione dei contorni cellulari qui descritta è in diretta dipendenza della trasformazione della sostanza cellulare, anzi ne è l'espressione più evidente.

Le cellule subiscono un continuo irrigidimento senile, se mi è lecita l'espressione, a misura che invecchiano; esse mostrano sempre meno l'aspetto di organismi viventi, e finiscono per ridursi a semplici laminette o cellette (se i margini sono sollevati) fatte di una sostanza omogenea di apparenza cuticolare, di considerevole resistenza sì

chimica che fisica, sulla natura della quale non ho elementi per pronunziarmi, ma che può per alcuni riguardi paragonarsi allo strato corneo dei vertebrati superiori. E, come nelle cellule dello strato lucido, anche qui coll' invecchiare delle cellule epidermiche superficiali, i nuclei subiscono una metamorfosi regressiva, divenendo omogenei e non più elettivamente colorabili. La colorazione è in tutta la cellula uniforme, come accade in certe cuticole e per talune specie di cheratina, e, in generale, per i protoplasmi morti o per molti derivati protoplasmatici non organizzati (v. fig. 6).

Accrescimento dell' epidermide. — Occupiamoci ora del modo come l'epidermide si accresce, per inviluppare man mano tutta la sfera vitellina.

Il fatto che lo strato superficiale dell' epidermide è limitato perifericamente da una linea netta circolare continua, rende poco probabile che l'accrescimento si faccia per proliferazione delle cellule marginali; e infatti, le mitosi vi sono, come già ha notato il Virchow, rarissime; io in molti preparati ho veduto forse una sola mitosi in una cellula periferica, e, anche quella, con asse parallelo al margine, cioè non atta a farlo direttamente avanzare. Nei primi tempi nè anche nelle porzioni centrali s'incontrano indizii di divisione cellulare e appare manifesto che l'accrescimento dello strato epidermico superficiale è dovuto all' accrescersi delle singole cellule, che lo compongono, in superficie, a scapito del loro spessore. Il Fusari[1] sembra inclinato ad ammettere che questo epitelio cresca dapprincipio a spese di cellule che si staccano dal periblasto. Io, pur non avendo osservazioni dirette sugli stadii che precedono la formazione dell' anello embrionale, sono poco disposto ad accettare l'opinione dell' autore citato e credo col Wilson[2], contrariamente a Fusari e ad Henneguy[3] (per non citare che i più recenti autori) che dal periblasto non esca mai nessun elemento per aggiungersi ai tessuti del blastoderma. Virchow, anch' egli, è poco propenso ad ammettere che elementi periblastici entrino a formare parte dello strato epidermico superficiale, pur dichiarandosi tutt' altro che sicuro del non intervento del periblasto in altre parti del blastoderma. Per ora debbo accontentarmi di esprimere il mio convincimento senza

---

[1] Fusari, R., Sur les premières phases de développement des Téléostéens. in: Arch. Ital. Biol. Tome 18 1893 pag. 204.

[2] Wilson, H. V., The Embryology of the Sea Bass *Serranus atrarius*. in: Bull. U. S. Fish Comm. Vol. 9 1891 pag. 209.

[3] loc. cit. pag. 7.

poterlo suffragare con osservazioni positive. Indubitato però è, che dal momento in cui si è formato l'anello embrionale, tra il periblasto e lo strato epidermico superficiale non esiste alcun rapporto genetico, e la differenza tra i nuclei dell' un foglietto e dell' altro è tale che non si può nè meno per un momento pensare che essi possano derivare gli uni dagli altri. Io sono pienamente convinto che lo strato epidermico superficiale si differenzia precocemente per modificazione dello strato superficiale della morula, e da allora in poi cresce indipendentemente, per accrescimento prima, e poi anche per proliferazione delle proprie cellule. Ho per alcun tempo avuto il dubbio che accadesse anche una intercalazione di cellule dello strato profondo tra quelle superficiali. Un tal processo non avrebbe nulla d'inverosimile, poichè lo strato profondo dell' epidermide è destinato poi in avvenire a riparare le perdite di quello superficiale, e sembrava potersi dedurre da due fatti osservati. Il primo è la presenza, nello strato profondo, di mitosi ad asse radiale o più o meno inclinato alla superficie (mentre la massima parte delle mitosi, destinate all' accrescimento del tessuto in superficie, sono paratangenziali), che conducono alla formazione di coppie di cellule figlie in cui una delle cellule si trova sospinta fuori del proprio foglietto verso quello superficiale. L'altro fatto mi è stato per la prima volta svelato dal blastoderma d'un uovo di Murenoide, preparato a scopo di confronto, ed è il seguente. Tra le cellule dello strato profondo se ne trova ogni tanto una più grossa, con nucleo più voluminoso, situata non perfettamente a livello delle adiacenti, ma tra queste e le cellule superficiali. Al disopra di ciascuna di tali cellule si trova sempre, più o meno eccentricamente, rispetto ad esse, sia nel punto di convergenza di tre lati di tre cellule adiacenti dello strato superficiale, sia, più di rado, in un punto del lato comune di due cellule, una lacuna più o meno grande, triangolare nel primo caso, ad occhiello nel secondo.

Di tali cellule sotto-lacunari se ne trovano di varie grandezze, da quelle che di poco eccedono le dimensioni delle altre dello strato profondo, a quelle considerevolmente più grosse; e con le dimensioni varia l'aspetto (maggiore tingibilità ecc.). Ora a me parve probabile che queste cellule peculiari fossero cellule dello strato inferiore in via di migrare in quello superficiale e cacciarsi fra le cellule di esso, allontanando le une dalle altre.

Anche sulle uova di *Exocoetus* ho potuto, sebbene in maniera meno spiccata e ad un' epoca più avanzata dello sviluppo, constatare

le stesse cose. Ma, dopo maturo esame, ho creduto dover abbandonare completamente l'ipotesi di una siffatta intercalazione. E per vero, se un tal processo esistesse, se ne dovrebbero trovare tutti gli stadii; si dovrebbero, cioè, incontrare lacune d'ogni grandezza tra le cellule superficiali e, corrispondentemente cellule profonde in tutte le fasi d'intercalazione; ma di ciò nulla si vede, e sembra abbastanza strano che, dato un processo d'intercalazione molto attivo, quale il gran numero di lacune e di cellule sottoposte che si trovano nel blastoderma di Murenoide farebbe supporre, non si veggano se non stadii iniziali del processo medesimo. D'altra parte, le cellule sottolacunari si lasciano interpetrare diversamente e in maniera, che credo conforme al vero. Per il loro protoplasma più grossamente granuloso e più fortemente tingibile, per le loro dimensioni maggiori, per la forma, che, sebbene irregolare, pur tende ad allungarsi e assottigliarsi a mo' di collo verso la soprastante lacuna, queste cellule si differenziano nettamente dalle altre dello strato profondo, pur essendovi tra le due specie tutti i termini di passaggio. Ora, negli embrioni di Murenoidi, come in quelli di molti Pesci ossei, e in misura molto maggiore, si mostrano nello strato profondo dell' epidermide precocemente e in gran numero le cellule mucose caratteristiche così dette di Leydig, le quali sboccano appunto tra le cellule dello strato superficiale; e mi sembra molto probabile, e direi anzi quasi certo, che le suddescritte cellule granulose sottolacunari sieno cellule di Leydig in formazione. Ciò spiegherebbe anche il reperto notato più sopra, delle mitosi ad asse obliquo dello strato epidermico profondo; poichè in quei casi le cellule figlie superiori sarebbero destinate a diventare cellule mucose. Così che, in conclusione, io credo, come già ho detto, che l'accrescimento dell' epidermide si faccia e per aumento in superficie delle singole cellule e per divisione cellulare. Delle peculiarità che presenta il processo di divisione delle cellule epidermiche superficiali ci occuperemo in appresso.

In tutto quel che precede ho tenuto conto soltanto dello strato superficiale dell' epidermide e solo incidentalmente ho parlato di quello profondo; e in verità non intendo occuparmene particolarmente, ma non posso fare a meno di dire ancora qualche cosa dei rapporti che vi sono tra esso e lo strato superficiale. Fra i due foglietti esiste durante tutto lo sviluppo dell' embrione una intima connessione; non è mai possibile staccare l'uno dall' altro, nè mi è in nessun caso accaduto di vederli accidentalmente separati nelle

dilacerazioni. Soltanto nelle giovani larve già sgusciate lo strato superficiale tende talora a separarsi dal profondo, ma ciò anche accade poco frequentemente e per brevissimi tratti. Essi formano dunque come una unica membrana la cui duplice costituzione si palesa e per i caratteri spiccatamente diversi delle cellule e dei rispettivi nuclei, e pel modo come si comportano i due foglietti sul margine del blastoderma, dove, come ho detto, quello superficiale oltrepassa l'altro d'un tratto e si vede isolato alla superficie del vitello. I due foglietti sembrano mantenersi uniti per semplice adesione delle loro superficie. I fenomeni di accrescimento in superficie accadono su per giù al modo stesso in tutti e due, ma nelle cellule di quello profondo non si possono bene constatare poichè, come dissi, ben presto esse non lasciano più vedere i limiti, e la loro presenza si manifesta soltanto per mezzo dei nuclei. Ad ogni modo sembra, a giudicarne dalla distanza che in varie epoche intercede tra i nuclei, che l'accrescimento in superficie si faccia nelle cellule del foglietto profondo in maggiori proporzioni che non in quelle del superficiale. Infatti, mentre negli stadii giovani dei blastodermi sotto ogni cellula superficiale si trovavano un certo numero di nuclei del foglietto profondo, in seguito se ne trovano meno. Da una certa epoca in poi, e per lo schiacciamento subito dai due foglietti, e per lo scomparire dei limiti cellulari in quello profondo, nei preparati in superficie sembra, guardando con deboli e mediocri ingrandimenti, che le cellule superiori sieno multinucleate; l'osservazione con ingrandimenti più forti, sopratutto con sistemi ad immersione, dissipa l'inganno, dimostrando che i nuclei sono in piani diversi: inoltre accade di trovare qualche nucleo profondo che capita sotto il limite tra due cellule superficiali contigue, ed allora chiaramente si vede che esso non appartiene alle cellule soprastanti.

Struttura delle cellule epidermiche.

Nelle uova viventi è sempre difficile, spesso a dirittura impossibile, vedere le cellule epidermiche. Quelle dello strato profondo non si veggono mai; le superficiali, invece, su blastodermi non troppo giovani, cioè che hanno oltrepassato l'equatore, e fino a che l'abbondante vascolarizzazione vitellina non s'infrappone, lasciano, con conveniente illuminazione e dopo che l'occhio si è alquanto assuefatto, distinguere abbastanza bene i loro contorni e una peculiare struttura fatta di strie o fibre chiare e oscure alternantisi (l'immagine s'inverte spostando il tubo del microscopio), disposte ora parallelamente ai lati delle

cellule, ora a sistemi paralleli più o meno interrotti, ora concentricamente; struttura che può spesso paragonarsi così all' ingrosso ai vortici papillari dei polpastrelli. Ricordo di avere in diverse occasioni notata su varie uova di Pesci ossei una simigliante struttura delle cellule epidermiche superficiali. Non è peraltro facile formarsene un concetto esatto con la semplice osservazione sul vivo, dove essa si mostra così poco accentuata che l'occhio spesso dura fatica a rintracciarla e, fissatala, a non perderla nuovamente di vista.

Passo perciò a parlare di quel che si vede nei preparati superficiali dei blastodermi fissati con liquidi adatti, e colorati.

Delle cellule del foglietto profondo dirò soltanto che esse mostrano una struttura evidentemente fibrillare, la quale, più accentuata nei giovani blastodermi, specie nei pressi dell' abbozzo e dello anello embrionali, va a poco a poco dileguandosi. Sebbene dapprincipio queste cellule siano nettamente limitate, pure non vi si può dimostrare in nessun caso la presenza di una membrana.

I preparati che meglio si prestano a far vedere la struttura delle cellule superficiali sono quelli ottenuti dal sacco vitellino di embrioni da poco sollevatisi dal vitello, con corpo completamente abbozzato, e, in generale, di tutto il periodo di sviluppo che passa tra l'epoca della chiusura del blastoporo e quella della comparsa dei vasi vitellini (cioè dallo stadio H di Henneguy in poi).

Preferibili a tutti gli altri sono i pezzi fissati con liquido di Hermann e colorati col triplice processo di Flemming o con cloruro d'oro; ma si hanno anche preparati utilissimi usando il liquido di Flemming e la colorazione con safranina (di Pfitzner p. es.) o violetto di genziana, o le miscele al sublimato con susseguente trattamento con cloruro d'oro.

Le cellule superficiali mostrano in ogni caso, come già precedentemente si è detto più volte, contorni molto netti e accentuati. In esse possono distinguersi due strati, uno profondo, nel quale si trovano sparsi dei granuli di varia grandezza, sopratutto in vicinanza del nucleo, ed uno superficiale che lascia vedere la struttura peculiare cui ho poc' anzi accennato.

Questa si presenta sotto forma di linee ora rette, ora più o meno sinuose, che spiccano nettamente sul fondo della cellula per una maggior rifrangenza e per il loro colore più intenso (bruno col triplice trattamento di Flemming; o col cloruro d'oro: rosso se i pezzi furono fissati con miscele al sublimato, rosso cupo fino al nero se con liq. di Hermann). Le linee sono variamente disposte nelle diverse cellule.

Spesso sono ordinate a sistemi paralleli inclinati tra loro sotto varii angoli, ricordando vagamente la superficie d'una zolla di terra rastrellata in varie direzioni; talora sono curve e più o meno concentricamente disposte secondo il contorno della cellula; talora invece si ha una specie di reticolato le cui trabecole hanno un decorso sinuoso; e finalmente non mancano cellule in cui coesistono due o più diverse disposizioni; ad esempio, mentre la porzione centrale presenta il reticolato, verso la periferia si veggono sistemi di strie parallele. Meglio che dalla descrizione si avrà una idea della cosa dai disegni che rappresentano alcuni di questi tipi (fig. 2, 4, 12, 13). Esaminate a forti ingrandimenti e con sistemi ad immersione omogenea, le fibre si risolvono per lo più in serie di granuli bacilliformi intensamente colorati, separati da tratti più brevi e più pallidi, ma di tinta sempre più forte di quella del resto della cellula (fig. 15). Se, profittando di una piega dell' epitelio, si guardano queste strie di profilo, si vedrà che esse si sollevano alquanto, come piccole creste alla superficie libera della cellula, la quale, così, di profilo, appare crenulata.

I contorni delle cellule, che si mostrano colorati come le linee o creste suddette, hanno pure la stessa struttura, sebbene spesso anche a forti ingrandimenti appariscano omogenei. Tra i contorni di due cellule adiacenti vi è un angustissimo spazio, che si colora omogeneamente ed intensamente, occupato da una sostanza intercellulare o cemento che dir si voglia; la cui presenza meglio si palesa nelle piccole lacune che ho detto trovarsi talvolta al punto di confluenza di tre lati, o in un punto del lato comune a due cellule.

Ho detto che nella porzione basale delle cellule si trovano, sparsi nella rimanente sostanza cellulare, apparentemente omogenea, granuli di varia grandezza. Essi tendono ad aggrupparsi intorno ai nuclei; nelle cellule con due o più nuclei in riposo questa tendenza si manifesta molto chiaramente; quando il nucleo è in divisione indiretta, i granuli formano una zona più oscura al difuori della figura mitotica, mentre questa si svolge in un alone chiaro, privo di struttura, come è stato già notato dal Flemming e più precisamente dal Reinke e di recente da Drüner. Ma oltre ai granuli che circondano il nucleo, ve ne sono anche, sebbene in numero più scarso, nel resto della cellula, e spesso essi si mostrano disposti in brevi serie lineari, più o meno evidenti, seguendo talora anche le strie soprastanti, così che si riceve l'impressione che le strie sieno esse stesse prodotte dallo aggiuntarsi dei granuli; e la loro struttura ben si spiegherebbe con simile origine (fig. 12).

Anche qui dunque troviamo alcune apparenze che sembrano indicare un nesso genetico tra granuli e fibre e che possono a parer mio noverarsi tra i fatti che inducono a conciliare, come lo stesso Flemming inclina a fare, dal lato morfologico ben inteso, la teoria granulare di Altmann con quella filare.

La distribuzione prevalentemente perinucleare dei granuli, il loro aspetto simile a quello di goccette, le dimensioni e la loro tingibilità li riavvicinano forse a quelli d'eleidina che si trovano nell' epidermide dei Vertebrati superiori. Ma, a parte che le reazioni finora date per l'eleidina mi sembrano poco sufficienti ad individualizzare quella sostanza, non oso pronunziarmi su questa possibile affinità; voglio soltanto far rilevare, se non altro, come interessante coincidenza, che lo Sclavunos, nello studiare l'epitelio dello stomaco del Topo e del Ratto, ha ricevuto anch' egli l'impressione che i granuli (d'eleidina) dieno origine a strie tingibili[1].

La struttura ora descritta si trova in tutte le cellule epidermiche superficiali, or più or meno accentuata, e sembra essere particolarmente sviluppata in quelle del sacco vitellino. Nei blastodermi più giovani pare che essa manchi e si vada man mano differenziando col progredire dello sviluppo; d'altra parte, con l'invecchiare delle cellule, essa diviene meno appariscente e si modifica alquanto. Negli stadii molto avanzati, quando le cellule sono divenute più piccole, più regolari e hanno subito quella modificazione di cui si è detto più sopra, le striature, o rilevatazze che dir si vogliano, sono molto più sottili, più fitte e si differenziano molto meno bene mediante le sostanze coloranti; esse si mostrano al tempo stesso più regolari ed assumono generalmente una disposizione concentrica. Negli embrioni prossimi a sgusciare o da poco sgusciati, soltanto un attento esame ne rivela la presenza.

Questa curiosa modificazione dello strato superficiale delle cellule è senza dubbio simile a quella descritta dal Bizzozero[2] nelle cellule dell' epitelio boccale, vaginale ecc. dei Mammiferi, dove peraltro sembra che essa si trovi su tutte le faccie delle cellule, sol che nel nostro caso essa ha un grado di sviluppo maggiore. E credo che con questi debbano mettersi in una famiglia il reticolato superficiale cuticolare descritto dal Flemming[3] nelle cellule epidermiche della

---

[1] Sclavunos, G., Untersuch. über das Eleidin etc. in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg 23. Bd. 1890 pag. 7.

[2] Bizzozero, G., Nota sulla struttura degli epitelii pavimentosi stratificati. in: Arch. Sc. Med. Torino Vol. 10 1886.

[3] Flemming, W., Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.

Salamandra, e quelli osservati dall' IDE[1] in varii epitelii, di cui parla anche il KÖLLIKER nell' ultima edizione del suo trattato. Sembra che tali formazioni si trovino alla superficie di tutti gli epitelii in molti Vertebrati. Esse sono certamente una trasformazione chimica della sostanza cellulare in un prodotto più resistente, che forse trova posto nella serie di quelle strutture dette plastiniche, e hanno come carattere fisico un notevole grado di rifrangibilità. In qual rapporto esse sieno con le strutture protoplasmatiche propriamente dette, se cioè derivino direttamente da quelle o sieno un prodotto di modificazione dello strato superficiale soltanto, o sieno da riguardarsi come appartenenti alle membrane cellulari, come crede l'IDE[2], non è facile dire. Nè tampoco è chiara la loro natura chimica.

Contrazioni delle cellule epidermiche superficiali.

Se, fissato lo sguardo su un pezzo di epidermide di un uovo vivente, in modo da veder chiaramente la striatura delle cellule, si protrae l'osservazione per qualche tempo, si assisterà a un fenomeno singolare. D'un tratto i contorni delle cellule, poc' anzi nettissimi, si offuscano, la regolare striatura scompare, e si veggono in quella vece linee contorte, molto rifrangenti, e più spesso delle strie, irregolarmente intersecantisi, le quali poi si dileguano a poco a poco, mentre l'immagine ritorna qual' era prima. S'immagini la superficie tranquilla levigata d'un lago, agitata da subitanea burrasca, la quale lentamente ritorni alla calma.

Tutto il fenomeno dura pochi istanti, ed ora è più, ora meno accentuato, e si ripete spesso ad intervalli di pochi secondi; esso interessa una zona limitata d'epidermide e si trasmette poi alle parti contigue, e mentre finisce in un punto, comincia in un altro prossimo; non altrimenti, per continuare l'immagine poc' anzi usata, le raffiche increspano or qua or là la superficie dell' acqua.

Le prime volte ch'io assistetti a un simil fatto fui, colto come ero alla sprovvista, tanto meravigliato da non voler credere ai miei occhi, e prima d'ammetterne la realtà, volli rivederlo molte volte. E accurate e reiterate osservazioni mi dimostrarono che si trattava d'un fenomeno di contrazione; difatti, potetti accertare che, durante il

---

[1] IDE, MANILLE, La membrane des cellules du corps muqueux de Malpighi. in: La Cellule Tome 4 1888 pag. 403—432.

[2] Nel mio caso non mi è riescito decidere se nelle cellule epidermiche superficiali debba ammettersi l'esistenza di una vera membrana.

parossismo, i contorni delle cellule si accorciano piegandosi a linea spezzata, mentre la superficie di ciascuna cellula diminuisce; le linee contorte molto rifrangenti altro non sono se non le fibre in uno stato di contrazione che le rende più spesse e irregolari.

La rapidità con cui tutto il fenomeno si svolge rende difficile di esattamente apprezzarlo e assolutamente impossibile di disegnarlo. Fortunatamente tra i miei preparati ho trovato dei punti in cui alcuni gruppi di cellule erano stati sorpresi durante la contrazione dal liquido fissatore. Così ho potuto verificare quel che avevo osservato sulle uova viventi e fare un disegno delle cellule contratte.

I preparati confermano in primo luogo che la contrazione è limitata a un certo numero di cellule contigue fra loro; nel pezzo che ha servito per il disegno (fig. 9), il gruppo di cellule in contrazione figurato forma come un' isola in mezzo alle altre cellule epidermiche. Le cellule in contrazione si distinguono a prima giunta dalle altre anche con mediocre ingrandimento; esse si mostrano un poco più oscure, la struttura striata vi è più fortemente accentuata, i contorni sono ripiegati su sè stessi in modo da formare delle linee spezzate più o meno sinuose; i nuclei vi appaiono rimpicciolìti, e invece di avere la solita forma discoidale, presentano contorni irregolari e assumono varie forme più o meno angolose; in molti punti sembra che la membrana nucleare si continui con le strie della cellula o, per lo meno, sia con esse in intima connessione, e si ha l'impressione che la deformazione del nucleo sia prodotta da stiramenti esercitati in vario senso dalle strie. Le strie sono più spesse di quelle che si veggono nelle cellule in riposo, e hanno una disposizione irregolare; qua e là si trovano degl' ispessimenti a cui esse mettono capo o da cui si diramano. Una connessione diretta delle strie col contorno della cellula non ho potuto constatare. Non v'è dubbio che l'aspetto particolare di queste cellule sia dovuto a uno stato di contrazione; bastano a provarlo le sinuosità dei contorni. Ma è impossibile decidere se questa contrazione sia attiva nelle cellule stesse o conseguenza di contrazioni di elementi sottoposti (strato profondo dell' epidermide, cellule mesoblastiche, periblasto), e, nel caso sia propria delle cellule epidermiche superficiali (come mi sembra più probabile per non aver trovato nei preparati alcun elemento estraneo capace di produrla), a qual parte della cellula essa si debba, se cioè al nucleo, al protoplasma omogeneo, alle granulazioni o alle strie, che in tal caso funzionerebbero come vere fibre contrattili. Per me, debbo confessare che, a voler giudicare senza

preconcetti, nulla mi sembra nei preparati autorizzare ad una piuttosto che ad un' altra interpretazione, epperò mi limito a segnalare il fatto così come si palesa. E se il meccanismo della contrazione si nasconde, del pari enigmatico ne è il significato fisiologico; si tratta di un fatto finora a mia conoscenza perfettamente isolato che soltanto ulteriori indagini potranno elucidare. Non ho potuto stabilire l'epoca dello sviluppo in cui comincia a manifestarsi questo fenomeno; a me è occorso osservarlo in uova già avanzate in cui l'embrione era già abbozzato. Potrebbe ad alcuno venire il dubbio che le contrazioni in parola debbano semplicemente ritenersi conseguenza dei movimenti o contrazioni del corpo dell' embrione le quali opererebbero delle trazioni sull' epidermide, che, grazie alla sua elasticità, ripiglierebbe poi, cessata la trazione, il suo assetto. Ma questa spiegazione non regge innanzi al fatto che le contrazioni sono, come ho detto, circoscritte a gruppi di cellule e sono ben lungi dall' interessare contemporaneamente tutta l'epidermide, come dovrebbe accadere se causa delle contrazioni fosse l'embrione.

Nuclei.

Ho già, nelle prime pagine dedicate alla descrizione dei foglietti epidermici, menzionati alcuni caratteri dei nuclei, facendo notare come quelli del foglietto superficiale sieno caratterizzati dal loro volume e dalla debole tinzione che assumono; essi sono infatti i più pallidi tra tutti i nuclei del blastoderma, e, dopo quelli del periblasto, i più grossi. Dai nuclei del foglietto epidermico profondo essi si differenziano ancora per la loro struttura, avendo, come ho detto, un reticolo cromatinico più rado. Questo carattere varia per altro secondo i metodi di fissazione adoperati e, mentre nei preparati trattati con miscele al sublimato si veggono nettamente accentuate le trabecole cromatiniche, in quelli ottenuti con la fissazione mediante liquido di Hermann o di Flemming, i nuclei allo stato di riposo mostrano una rete molto più fitta e regolare che con le lenti a secco può anche scambiarsi per una struttura granulosa. I nucleoli sono per solito due (talora tre), più grossi di quelli dei nuclei profondi.

La differenza di tingibilità tra i nuclei dei due foglietti va diminuendo col progredire dello sviluppo, principalmente nell' epidermide del sacco vitellino, pel fatto che quelli del foglietto profondo divengono man mano meno atti a colorarsi, tanto che in alcuni preparati di stadii piuttosto avanzati non vi è più differenza alcuna

tra essi e i superiori, anzi talora questi possono anche apparire più intensamente colorati.

Con l'invecchiare delle cellule superficiali i nuclei subiscono anche essi una metamorfosi regressiva; la loro struttura diventa sempre meno evidente e finalmente scompare, e allora i nuclei appariscono come noduli di sostanza omogenea, più rifrangenti del resto della cellula, e poco diversamente colorati.

Ho poi trovato, sopratutto negli stadii intermedii dello sviluppo, e specialmente nelle cellule più grosse dello strato superficiale estraembrionale, dei nuclei di aspetto peculiare (fig. 2). Essi hanno forma irregolare, più o meno lobata e frastagliata, sembrano mancare di membrana e mostrano una struttura finamente ed omogeneamente granulosa, e, invece dei soliti due o tre nucleoli proprii dei nuclei epidermici allo stato di riposo, presentano un numero variabile di corpuscoli fortemente tingibili, che hanno tutto l'aspetto di nucleoli, ma sono più piccoli, più numerosi e sparsi qua e là nella sostanza del nucleo.

Questi caratteri mi sembrano indicare una degenerazione nucleare, ma poichè non ho potuto rintracciarne altri indizii, nè trovare altri stadii del processo, sono costretto a lasciare la cosa in dubbio.

Divisione dei nuclei e delle cellule epidermiche.

Come ho fatto finora, anche in questo capitolo mi occuperò quasi esclusivamente delle cellule del foglietto superficiale. Parlerò prima della divisione nucleare, poi del processo di divisione delle cellule.

I nuclei delle cellule superficiali sembrano avere tre periodi di attività che si succedono in certo modo durante lo sviluppo embrionale[1]. In un primo periodo, i nuclei aumentano di volume e mostrano poca attitudine a moltiplicarsi, poi essi entrano in una fase proliferativa, durante la quale si dividono prevalentemente per mitosi, e finalmente moltiplicano quasi esclusivamente per via amitotica.

Questi tre periodi non sono nettamente separati l'uno dall' altro, ma si sovrappongono, per modo che, nei blastodermi giovani, le mitosi sono, come già ho precedentemente accennato, ordinariamente scarse, poi aumentano gradatamente in numero e sembrano raggiungere un

[1] Questo, s'intende, deve riferirsi a blastodermi già alquanto avanzati (con anello e scudo embrionali), chè, in un' epoca anteriore, anche nello strato superficiale, che va differenziandosi, s'incontrano molte mitosi.

massimo dopo la chiusura del blastoporo, e negli stadii più avanzati ridiventano rare; le divisioni amitotiche invece, molto rare dapprincipio, aumentano sempre e spesseggiano negli stadii inoltrati.

Le mitosi, che, anche nei casi più favorevoli, non sono mai abbondanti nello strato epidermico superficiale, si svolgono in generale secondo il processo solito; esse sono tutte ad asse paratangenziale alla superficie e diretti, quando la cellula in cui si trovano è allungata (caso quasi costante), nel senso delle maggior lunghezza; spesso sono situate eccentricamente nella cellula. Stante l'eccessivo schiacciamento delle cellule, le figure mitotiche non possono svilupparsi egualmente in tutte le direzioni, epperò si dispongono tutte quasi in uno stesso piano; così ad esempio la figura di fuso con piastra equatoriale diventa un rombo la cui diagonale minore è occupata dai cromosomi. Per le ragioni dette, tutte le mitosi si presentano di profilo, e le anse cromatiniche vi sono così affollate che non riesce facile di numerarle e di determinarne con precisione la forma, nè di constatarne la divisione longitudinale. Altri caratteri peculiari sono le dimensioni notevolmente maggiori di quelle delle figure mitotiche delle altre cellule embrionali, la grande sottigliezza delle fibre acromatiche, specie delle polari, e la minore tingibilità dei cromosomi. Questa ultima proprietà si manifesta specialmente nei preparati colorati con bleu d'anilina; quivi gli elementi cromatinici assumono una tinta scialba tendente leggermente al violaceo, che fa gran contrasto con la vivace colorazione azzurra propria ai cromosomi delle mitosi del foglietto epidermico inferiore.

Ho potuto trovare nelle cellule epidermiche superficiali presso che tutte le note fasi dell' ordinaria divisione mitotica, le quali non mi pare presentino nulla di particolarmente notevole. Per lo più in una cellula vi è una sola mitosi, ma non mancano, sebbene sieno rare, cellule a mitosi doppie o multiple; evidentemente queste si debbono riferire ad altrettanti nuclei. In un caso ho veduto p. es. due fusi, i cui assi erano perpendicolari l'uno all' altro e le cui piastre equatoriali si toccavano con uno degli estremi; ho anche incontrato mitosi interferenti, come quelle descritte da Henneguy nei blastomeri della Trotta. Tralasciando la minuta descrizione delle altre fasi, credo utile soffermarmi un poco su quelle finali.

Lo stadio di diastro è caratterizzato dalla disposizione dei cromosomi in due masse cromatiniche figlie pettiniformi, risultanti dalla fusione o per lo meno dall' intimo addossamento dei vertici delle anse cromatiniche; tale disposizione, un po' diversa da quella

ordinariamente descritta, è stata anche notata dall' Henneguy, e, nel caso attuale, dipende forse in parte dalla necessità, già poc' anzi avvertita, in cui si trovano le anse cromatiniche, di situarsi per così dire in un sol piano per la poca spessezza delle cellule, sicchè a rigore non si potrebbe chiamare quella figura un diastro.

Per lo più in questa fase, specialmente sui preparati provenienti da fissazione con miscele al sublimato, si veggono molto bene le fibre riunienti. Della esistenza di una vera fase di dispirema sono indotto a dubitare per non averla mai incontrata. Una sol volta in un preparato, che poi sventuratamente andò sciupato, mi occorse vedere una cellula allungata con due nuclei situati ciascuno verso un estremo della cellula, epperò molto lontani l'uno dall' altro, i quali presentavano l'aspetto di spiremi; ma, e per la loro lontananza e per le loro dimensioni, non è improbabile si trattasse non di due spiremi figli ma di profasi di due nuclei d'una medesima cellula. Non avendo potuto peraltro sottoporre questo reperto ad un accurato esame, debbo lasciarne in dubbio la interpetrazione. — Abbastanza frequenti ho invece trovate le ulteriori fasi di ricostituzione dei nuclei figli. Allo stadio pettiniforme o di diastro testè notato sembra succedere uno stadio, che può dirsi vescicolare, in cui i nuclei figli si mostrano come agglomerazioni di globuli o vescichette più o meno bene individualizzate, che dànno al nucleo un contorno bernoccoluto. Un tale stadio s'incontra anche con una certa frequenza nelle cellule del foglietto profondo, anzi quivi è più evidente la struttura dei nuclei, i quali assai chiaramente si mostrano costituiti, come fa vedere la figura 18, da un certo numero di corpi rotondeggianti che mostrano una porzione centrale più chiara ed una periferica più intensamente colorata, aggruppati in modo da formare una vera morula in miniatura.

Può credersi che, stante lo spessore più grande delle cellule profonde, le vescichette vi si dispongano così regolarmente, laddove nelle cellule superficiali laminari, esse subiscano compressioni tali che deformano e le singole vescichette e la figura che risulta dal loro insieme, e perciò i nuclei piuttosto appariscono irregolarmente bitorzolosi che moruliformi (fig. 13).

È noto che uno stadio simile è stato descritto da varii autori, come il Bellonci, il Kölliker, l'Henneguy, ma sempre nelle mitosi di blastomeri, e ritenuto anzi quale sostituto del dispirema. Flemming lo ha sempre posto in dubbio, ritenendolo piuttosto un prodotto artificiale; ma si mostra più disposto ad accettarlo dopo le osser-

vazioni di VAN DER STRICHT che confermano l'esistenza dello stadio vescicolare, dimostrando peraltro che esso non piglia il posto del dispirema ma succede a questo nella ricostituzione del nucleo. Nel caso attuale, per le cellule del foglietto profondo, si può senz' altro ammettere che le cose stieno come VAN DER STRICHT le ha vedute, poichè vi ho trovati anche numerosi ed evidenti dispiremi; per quelle dello strato superficiale rimane il dubbio che i nuclei figli passino direttamente dallo stadio pettiniforme in quello bernoccoloso. — Che lo stadio in questione sia un prodotto artificiale, come vorrebbe FLEMMING, mi pare poco probabile. A prescindere che esso è stato rinvenuto da varii e valenti microscopisti in diverso materiale e con diversi reattivi, stanno, a provarne la verace esistenza, due fatti principali. In primo luogo, nei medesimi preparati, e talora nello stesso campo del microscopio e in immediata prossimità, ho avuto sott' occhi, insieme allo stadio vescicolare, altri diversi stadii della mitosi o perfettamente conservati, o, se pure alquanto alterati nei particolari, mai tanto da perdere il carattere e l'aspetto proprio a ciascuno. Ora perchè, essendo per tutte le fasi mitotiche identiche le condizioni di conservazione, colorazione ecc., dovrebbe ritenersi prodotto artificiale quella vescicolare soltanto? So bene che, volendo sottilizzare si può dire che i cromosomi appunto in quella fase potrebbero essere meno resistenti e più suscettibili di alterazioni da parte dei reattivi; ma quale ragione positiva vi è per credere questo? nessuna. E d'altra parte, in favore dell' assunto di un vero stadio vescicolare parlano le forme di passaggio che si trovano tra quello e il nucleo in completa ricostituzione. Tali forme sono rappresentate da nuclei per lo più allungati in senso perpendicolare all' asse della mitosi e più o meno reniformi (a concavità polare), tra i quali spesso ancora perdurano le ultime vestigia dei filamenti d'unione. Questi nuclei hanno dimensioni maggiori di quelli bernoccoluti, ma sono più piccoli dei nuclei che hanno raggiunto lo stato di riposo, e mostrano una struttura che potrebbe dirsi vacuolosa o spumosa, risultante da spazii rotondi più chiari di varia grandezza circoscritti da pareti intensamente colorate che confluiscono tra loro a mo' di reticolo; in una parola, si ha l'aspetto medesimo che sarebbe prodotto dall' aumentar di volume delle vescichette, dall' assottigliarsi delle loro pareti e dal saldarsi insieme di quelle adiacenti. Si trovano presso a poco tutte le forme di passaggio tra questi giovani nuclei vacuolosi, in cui ancora predomina la sostanza cromatinica ed è scarso il succo nucleare, e quelli in completa ricostituzione con reticolo cromatinico

a maglie sottili e con nucleoli. Il meccanismo della ricostituzione del nucleo e del reticolo cromatinico sembra consistere, dati questi varii aspetti, in un aumento graduale di succo nucleare all' interno delle vescichette con corrispondente assottigliamento delle pareti di queste e accrescimento del volume totale del nucleo.

Se riesce abbastanza evidente il passaggio del nucleo dalla forma vescicolare a quella definitiva, non è punto chiaro, invece, il modo come si giunge alla prima. Lasciando da parte la questione, se lo stadio vescicolare sia preceduto sempre da quello di dispirema o se, per avventura, possa talora succedere direttamente al diastro o ad una più o meno profonda modificazione di questo, si tratta pur sempre di sapere come avvenga la formazione dei corpi globosi o vescicolari. Van der Stricht ammette che i capi liberi delle anse cromatiniche si saldino, chiudendo uno spazio anulare, ed io ho veduto in talune vescichette, in sezione ottica, la parete spessa, intensamente colorata, interrotta per un tratto, in forma di ferro di cavallo, ciò che senza dubbio parla a favore di quel modo di formazione. Ma non si deve dimenticare che la riunione dei capi dei cromosomi, osservata anche da Henneguy, basta a formare dei corpi anulari non già vescicolari; perchè si abbia una sfera vuota si dovrebbe ammettere inoltre che ciascun elemento cromatinico si dilati trasversalmente e completi, curvandosi, la superficie sferica; e un tal processo abbastanza complicato non è stato, ch'io sappia, peranco osservato.

Ammettendo invece con Lavdowsky[1] che ciascun cromosomo rappresenti una specie di budello, che è suscettibile di rigonfiarsi, si potrebbe in altra maniera spiegare la forma delle vescichette, ma nel corso delle mie osservazioni non ho veduto nulla che autorizzi a sospettare tale sorta di processo. Quale che sia il meccanismo di formazione delle vescichette, può ad ogni modo ritenersi con sufficiente certezza che ciascuna di esse rappresenti un cromosomo modificato.

Mi sono alquanto indugiato in tale argomento perchè, se non erro, è questa la prima volta che lo stadio vescicolare si incontra in un tessuto già notevolmente specializzato, qual' è l'epidermide del sacco vitellino, mentre finora era stato descritto soltanto nelle mitosi di blastomeri.

Ho detto che la divisione dei nuclei accade anche per amitosi, anzi, verso il tardi dello sviluppo, quasi esclusivamente così. Questo

---

[1] Lavdowsky, M., Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen etc. in: Anat. Hefte 1. Abth. 4. Bd. 1894 pag. 353.

asserto è basato soltanto su ciò che si vede nei preparati conservati, giacchè le osservazioni dirette sul vivo sono impossibili stante l'invisibilità dei nuclei. Oggi, poi che l'amitosi è stata in tanti e sì varii casi dimostrata in maniera indiscutibile, non v'è da meravigliarsi troppo che essa occorra anche nell' epidermide embrionale dei Pesci. Nè mi pare che si possa ragionevolmente metterla in dubbio nel caso speciale, sol perchè ne manca l'osservazione diretta, quando stanno a dimostrarla varii e numerosi reperti. In primo luogo il numero di cellule con due o più nuclei che si trova nel foglietto superficiale dell' epidermide del sacco vitellino, sopratutto in un' epoca alquanto avanzata dello sviluppo (prima della comparsa dei vasi vitellini), è così grande e tanto superiore a quello delle mitosi, che se ne potrebbe senz' altro conchiudere dovervi essere un altro modo di moltiplicazione nucleare; tanto più che le mitosi sembrano essere normalmente seguite dalla divisione cellulare. Ma oltre a ciò esistono realmente molti nuclei che, senza mostrare nessuna delle modificazioni inerenti al processo di mitosi, sono certamente in procinto di segmentarsi, o si sono appena appena segmentati. Si trovano nuclei come quello della fig. 19 *A*, con una strozzatura profondissima che divide il nucleo in due metà, e in ciascuna delle due metà si veggono due nucleoli; o come quelli della fig. 19 *B*, vicinissimi l'uno all' altro, addossati per una estesa superficie e separati da uno spazio angustissimo, o tangenti l'uno all' altro o combacianti per un tratto più o meno esteso, o finalmente più o meno lontani; tutti sempre nello stato di riposo, con reticolo cromatinico normale e con nucleoli. Talora se ne vede uno allungato e in procinto di suddividersi. Nè mancano i nuclei con nucleolo unico il quale spesso sembra avviato a moltiplicarsi per segmentazione. Si hanno insomma tutte le fasi della semplice divisione nucleare secondo lo schema Remakiano o presso a poco.

A questa divisione nucleare diretta tien dietro, certamente dopo un tempo più o meno lungo, una corrispondente divisione cellulare. Ciò emerge dal fatto che, mentre in una certa epoca le cellule a due o più nuclei sono numerosissime, più tardi, quando cioè le cellule divengono più piccole e ripigliano, come a suo luogo dissi, la forma regolare, esse hanno tutte, o quasi tutte, un unico nucleo.

Non mi è riescito di accertare con sicurezza il modo come le cellule si dividono, ma ho buone ragioni per credere che la divisione accada semplicemente per formazione di tramezzi, come sembra essere nelle cellule della fig. 17, dove tra le due cellule vi è un tramezzo molto più sottile degli altri lati delle cellule, fatto da una

semplice linea simile alle strie superficiali, e non da accollamento di due contorni cellulari con l'interposto cemento. Come questa figura può anche lasciar supporre, è probabile che i setti sieno formati a spese delle rilevatezze che adornano la superficie cellulare[1].

Poco prima ho detto incidentalmente che le mitosi sono seguite dalla divisione cellulare, ora mi occuperò del processo con cui questa si compie, poichè esso presenta nel foglietto epidermico superficiale talune peculiarità degne di nota. Nei preparati di superficie della epidermide estraembrionale, a una certa epoca dello sviluppo (dopo la chiusura del blastoporo), si notano subito alcune coppie di cellule di aspetto particolare, che un esame più accurato dimostra rappresentare uno stadio di strozzamento più o meno completo d'una cellula che sta per dividersi, o s'è allora allora divisa in due cellule figlie (fig. 10); il nucleo che si trova in ciascuna di queste, non lungi dal punto dove s'è fatto lo strozzamento, è rotondeggiante e a prima giunta si mostra più piccolo e più intensamente colorato di quelli delle altre cellule, spesso però per struttura poco differisce da quelli in riposo; la zona di strozzamento tra i due nuclei presenta una colorazione più intensa che si va rischiarando verso i nuclei; con un ingrandimento conveniente si vede che la zona più colorata ha un aspetto omogeneo, e da ciascun lato di essa s'irradiano in ciascuna cellula, divergendo verso il nucleo, dei filamenti pur essi intensamente colorati, i quali, nei preparati ben riesciti, si veggono continuarsi con la struttura striata superficiale della cellula.

In sul principio delle mie osservazioni, quando non ancora mi era occorso di trovare altre fasi di divisione nucleare indiretta, ma mi erano già noti i numerosi indizii di divisioni amitotiche, di cui ho parlato poc' anzi, credetti che queste coppie di cellule risultassero dalla divisione cellulare susseguente alla amitosi del nucleo. Ma ben presto abbandonai questa idea, poichè mi accorsi che i nuclei di tali cellule non erano da confondersi con nuclei in riposo: non esservi il reticolo cromatinico, non i nucleoli, che, come s'è veduto, non mancano mai nei nuclei che si dividono per via diretta. Inoltre, avendo poi constatata l'esistenza delle mitosi e rintracciatene, malgrado la loro relativa scarsezza, le varie fasi successive, ho potuto convincermi che queste conducono finalmente appunto ai piccoli nuclei rotondi e intensamente colorati che si trovano nelle suddette coppie

[1] In questo caso è lecito supporre che l'amitosi sia un processo di divisione senile del nucleo, come molti autori oggi inclinano a credere.

di cellule, e che sono o lo stadio vacuoloso del nucleo che, nel paragrafo precedente, ho detto succedere al bernoccoloso, o una forma di passaggio tra quello e la completa ricostituzione nucleare. E di pari passo con la ricostituzione dei nuclei accade nella cellula una serie di modificazioni che conducono al suo strozzamento.

Quando i nuclei figli sono allo stadio di figura pettiniforme (= diastro) la cellula non presenta nessun accenno di strozzamento equatoriale, o lo presenta appena; ma a egual distanza tra le due masse cromatiniche nucleari, in direzione perpendicolare ai filamenti acromatici che le riuniscono, si mostra una fascia apparentemente omogenea, più rifrangente e più intensamente colorabile del rimanente della cellula, la quale si continua da ciascuna parte con le fibre superficiali, e sembra anzi di natura simile alla loro, quasi risultasse dalla fusione di un certo numero di esse. Le fibre più prossime a questa fascia sono anche più spesse e si tingono più fortemente, e vanno gradatamente assottigliandosi e impallidendo verso i poli della cellula; perciò, se la colorazione non è intensa, spesso accade di vedere soltanto il tramezzo e le fibre che immediatamente ne partono (fig. 13, 14). Il tramezzo non sempre divide la cellula in due metà eguali, ciò che corrisponde alla posizione talora eccentrica delle mitosi più sopra menzionata, nè sempre si estende attraverso tutta la cellula, ma talora comincia da un lato e si arresta a una distanza più o meno grande dall' opposto. — I filamenti riunienti del fuso centrale sembrano entrare in diretto rapporto o fondersi col tramezzo, col quale hanno grande simiglianza nell' aspetto e nella tingibilità; essi si distinguono dalle altre fibre per essere paralleli tra loro.

A misura che progredisce lo strozzamento della cellula, la fascia si accorcia e le fibre che ne partono acquistano una disposizione raggiata, divergendo verso i nuclei (fig. 15). Quale sia causa e quale effetto, se lo strozzamento della cellula o l'accorciamento del tramezzo, non v'è modo di sapere.

Le figure 13—15 mostrano varii stadii successivi della formazione del tramezzo e dello strozzamento della cellula: quando questo è compiuto, le due cellule figlie rimangono per alcun tempo tangenti l'una all' altra e, in corrispondenza del punto di contatto, il contorno di ciascuna di essa ha verso l'interno della cellula un ispessimento in forma di menisco concavo alquanto tingibile, che rappresenta il residuo del tramezzo; le fibre più spesse radianti verso i nuclei a poco a poco si attenuano e finiscono per confondersi con le altre.

Mentre avviene la divisione cellulare, la porzione strozzata viene a sollevarsi alquanto dalla superficie, quasi fosse pizzicata in quel punto; la forma della cellula nei primi tempi della formazione del tramezzo non muta sensibilmente, ma quando lo strozzamento è avanzato, ciascuna delle cellule figlie tende ad arrotondarsi, ma lo fa solo in parte, sicchè i loro contorni si arrotondano verso la strozzatura (fig. 10, 11); non per questo si altera la connessione con le cellule adiacenti, ma i lati di queste che combaciano con i lati della cellula che si strozza, subiscono una deformazione corrispondente divenendo concavi.

Questo fatto dimostra ancora una volta quanto fortemente sieno connesse le cellule del foglietto epidermico superficiale tra loro, e trova un contrasto interessante in quel che accade nel foglietto profondo. Quivi, quando una cellula si avvia a dividersi, già durante le prime fasi della mitosi nucleare essa si arrotonda, staccandosi dalle cellule adiacenti e isolandosi dal mosaico epiteliale, e, quando avviene lo strozzamento, le cellule figlie sono perfettamente dislocate, e tra esse e le cellule circostanti appariscono lacune corrispondenti; accaduta la divisione, le cellule figlie rimangono unite per un peduncolo che talora può essere notevolmente lungo. Il grado molto diverso di coesione tra le cellule basta anche a spiegare, io credo, i differenti rapporti di tempo che vi sono nei due foglietti tra la divisione nucleare e quella cellulare. Mentre nel foglietto profondo, come in molti altri tessuti, allo stadio di diastro comincia a strozzarsi la cellula, e già le cellule figlie sono completamente divise e si sono arrotondate, quando il nucleo è ancora nello stadio di dispirema o in quello vescicolare (v. fig. 1 e 18), nel foglietto superficiale, invece, la divisione della cellula segue con un certo ritardo quella del nucleo, sicchè nello stadio di diastro non accenna ancora a strozzarsi, e non si divide completamente se non quando i nuclei figli sono presso che tornati allo stato di riposo. La cellula sembra in altri termini stentare a dividersi, quasi ne fosse impedita continuamente da una forza che essa tenta di vincere, e questa forza che le impedisce dapprincipio di assumere la forma arrotondata comune alla maggior parte delle cellule, che si apprestano a segmentarsi, e ne contrasta il processo di divisione, è a mio parere appunto la coesione che vi è tra gli elementi del mosaico epiteliale.

Ho detto precedentemente che si trovano nel foglietto epidermico superiore alcune cellule con doppie (più?) mitosi; in questi casi ho veduto sempre le due mitosi nella stessa fase; evidentemente a un simile fenomeno deve riannodarsi il curioso esempio di divisione

cellulare rappresentato nella fig. 16. Si tratta di una grossa cellula con quattro nuclei giovani che non ancora hanno raggiunto lo stadio finale di ricostituzione, como dimostrano le loro dimensioni, l'intensa colorazione, la mancanza di ben definito reticolo cromatinico e la presenza di numerosi corpuscoli o granuli molto fortemente colorati, destinati forse a fondersi per costituire i nucleoli (secondo il processo indicato dallo Zimmermann). Questi nuclei sono disposti a due a due, uno di fronte all' altro, occupando gli angoli d'un parallelogramma ideale, e rappresentano senza dubbio due coppie di nuclei figli risultanti dalla divisione mitotica di due nuclei preesistenti, ciò che è confermato dall' esservi tra i nuclei di ciascuna coppia un tramezzo simile a quelli precedentemente descritti, accennante alla prossima divisione della cellula. I due tramezzi sono in continuazione l'uno dell' altro, anzi costituiscono una fascia unica che attraversa con una leggera curva tutta la cellula e diventa più spessa in corrispondenza di ciascuna coppia di nuclei, mandando un certo numero di ramificazioni come di solito. La cellula accenna a strozzarsi secondo la linea segnata dal tramezzo; la sua divisione avrebbe dato origine a due cellule binucleate, e d'altra parte l'esistenza dei quattro giovani nuclei non può spiegarsi se non ammettendo che nella cellula sia precedentemente avvenuta una divisione del nucleo (mitotica?) non seguita da divisione cellulare, e che i due nuclei figli si siano a loro volta contemporaneamente divisi (mitoticamente) e propriamente in modo che gli equatori dei due fusi fossero su una stessa linea.

Non mi par dubbio che nei varii fenomeni ora descritti debba riconoscersi un processo di divisione cellulare; purtuttavia chi volesse tenere per vero quel che recentemente hanno scritto il Ryder e Miss Pennington[1] intorno a una »coniugazione nucleare« in un epitelio, potrebbe forse esser tentato di dare alle cose da me osservate una consimile interpetrazione. Se non che, prescindendo dall' assurdo che teoricamente vi sarebbe in siffatta incomprensibile coniugazione, nella comunicazione degli autori su citati non vi è, o almeno io non so vedere, nessuna pruova anche lontana della voluta coniugazione. Se fosse possibile raccapezzarsi nelle enigmatiche figure che accompagnano il nebuloso testo, si direbbe che gli autori hanno avuto sott' occhi casi di segmentazione cellulare (fig. 2) o di divisione

[1] John A. Ryder & Mary E. Pennington, Non sexual conjugation of the nuclei of the adjacent cells of an epithelium. in: Anat. Anzeiger 9. Bd. pag. 759—764.

amitotica (fig. 5). — Ma l'idea che le cellule e i nuclei potessero dividersi non sembra essersi nè meno per un momento affacciata allo spirito degli osservatori suggestionati dal fantasma di una inverosimile coniugazione!

Chiudo la parentesi e torno alle mie cellule. Mentre le coppie di cellule appena strozzate e le cellule in uno stato di strozzamento più o meno avanzato sono relativamente frequenti, rarissime s'incontrano invece quelle con tramezzo equatoriale non ancora strozzate; è probabile che questa sia una fase molto fugace epperò non facile a colpire nel momento della fissazione. Ciò si accorderebbe anche con un fenomeno che ripetutamente mi occorse di vedere, mentre osservavo la contrazione delle cellule sulle uova viventi. Si mostrava talvolta un corpo incolore ma di una certa rifrangenza, che ricordava un' ameba di forma allungata con pseudopodi sottili e ramificati, e che rapidamente si contraeva, subitamente accorciandosi e strozzandosi nel mezzo nel senso dell' asse longitudinale, e poi si sottraeva allo sguardo.

Sebbene potetti ripetere più volte questa osservazione, pure per la fugacità del fenomeno e la evanescenza dell' immagine non riuscii a rendermi ben conto di quel che vedevo. Soltanto dopo avere esaminato un certo numero di preparati fissati e colorati, m'imbattetti in alcune delle cellule con tramezzo che mi dettero la chiave del misterioso fenomeno. I tramezzi con i filamenti che ne partono e si continuano nella struttura superficiale della cellula, somigliano in tutto ai corpi amebiformi che io vedevo sul vivo, e certamente la rapida contrazione e segmentazione di essi corrispondono allo strozzamento della cellula e alla sua consecutiva divisione. Sul vivo il tramezzo, che è fatto da un raddensamento di sostanza, e i filamenti che direttamente ne partono (più spessi alla loro base e gradatamente assottigliantisi all' altro capo) erano soltanto visibili, mentre il resto della cellula non emergeva; ma appena avvenuta la divisione cellulare, la struttura superficiale ripigliava il suo equilibrio, le strie divenivano tutte più sottili e il tramezzo spariva, sicchè tutto si sottraeva allo sguardo.

Per meglio far intendere quel che precede mi si consenta una breve considerazione sul fenomeno ottico che qui entra in giuoco e che può riferirsi in parte anche alla difficoltà che ho detto a pag. 187 esservi nel vedere nettamente sul vivo la struttura fibrillare delle cellule.

A tutti i microscopisti è noto come nell' osservare oggetti inco-

lori trasparenti, molto delicati, con forti ingrandimenti, non sia sempre facile acquistare un' assoluta certezza di quello che si vede. Prima di tutto è necessario che l'occhio s'abitui, come bene ha notato HEIDENHAIN, per percepire certe finezze; ma anche quando l'occhio è pervenuto a ben discernerle, talune strutture delicate ora si mostrano nettamente allo sguardo, ora svaniscono: ciò forse perchè la stanchezza dell' occhio che intentamente cerca di discernere le poco accentuate immagini su un fondo unicolore e uniformemente illuminato, produce dei piccoli disturbi momentanei dell' accomodazione che non sempre riesce di compensare mediante la vite micrometrica. Ora se, in tali condizioni, l'occhio è colpito da una immagine più fortemente accentuata che emerge tra le altre circostanti (ad. es. per una diversa rifrangibilità, com' è il caso per i tramezzi cellulari), e se quella poi subitamente scompare, esso, nel momento che segue, distinguerà meno bene o non vedrà più affatto le immagini meno appariscenti che prima riusciva a vedere distintamente, e che poi a poco a poco si renderanno nuovamente visibili. Il fenomeno non è sostanzialmente diverso da quello che ci accade quando, essendoci abituati a discernere gli oggetti che ne circondano ad una debole luce, guardiamo d'un tratto un corpo molto luminoso; dopo, per un certo tempo, non saremo più capaci di vedere quello che pur chiaramente vedevamo prima che l'occhio fosse colpito dalla forte luce.

Nel caso attuale, le cellule epidermiche con la loro struttura peculiare rappresentano oggetti molto difficili a ben discernere allo stato vivente; quando quelle strutture o i contorni delle cellule divengono più spessi, come accade nelle contrazioni delle cellule e nella formazione dei tramezzi, essi si rendono chiaramente visibili, ma, cessando rapidamente l'ispessimento, si sottraggono allo sguardo finchè l'occhio nuovamente si abitui a vederli nel loro stato primitivo.

Centrosomi, corpuscoli intercellulari (Zwischenkörper).

Non ho, in quanto precede, fatto parola dei centrosomi, perchè su di essi non mi è occorso raccogliere nulla di interessante durante le mie osservazioni. Del resto essi, nelle cellule epidermiche di cui mi sono occupato, si prestano pochissimo allo studio, ed è gran ventura se, con i più adatti mezzi di colorazione, si riesce nei casi più favorevoli ad accertarne l'esistenza. Essi sono piccolissimi, e, per quanto mi è riuscito vedere, perfettamente nudi, senza traccia di siera o di alone, poco più che puntiformi; inoltre, nelle cellule in

cui i nuclei sono nello stato di riposo, i centrosomi pigliano posto nel perimetro del nucleo, e, per la grande sottigliezza del nucleo, difficilmente può riconoscersi con sicurezza qual rapporto topografico vi sia tra i centrosomi ed il nucleo, cioè se quelli sieno sottonucleari o sopranucleari o intranucleari. Quasi certo mi pare che essi, quando il nucleo è in riposo, sono costantemente al numero di due; come già per molte altre cellule è stato dimostrato, lo sdoppiamento di ciascun centrosoma durante la mitosi già è avvenuto ai poli del fuso nello stadio di monastro.

Per quel che riguarda i corpuscoli intercellulari o Zwischenkörper del Flemming, essi si trovano costantemente e molto spiccati nella divisione delle cellule del foglietto profondo; specialmente istruttivi sono i casi in cui le due cellule figlie rimangono, come nella figura 18, riunite per un lungo tratto di unione, nel mezzo del quale si trova il corpuscolo intercellulare (talora se ne trovano due). Nei punti dove il funicolo intercellulare si slarga e continua col corpo delle cellule figlie, si nota spesso un evidente fascetto di fibrille che divergono verso i nuclei (fig. 18).

Anche nelle cellule del foglietto superficiale in via di strozzamento, ho veduto varie volte, se non sempre, nel centro del tramezzo intercellulare uno, due (o più?) corpuscoli che si colorano intensamente. Nella figura 15 essi sono particolarmente accentuati, e, osservati attentamente con forti sistemi ad immersione, sembrano avviati a dividersi per strozzamento, trasversalmente all' asse internucleare: intorno a questi corpuscoli si vede un piccolo alone più chiaro, ed essi rappresentano per posizione il centro da cui divergono le fibre del tramezzo. È probabile che questi corpuscoli debbano interpretarsi come corpi intercellulari. Forse qui avvengono dei fenomeni simili a quelli recentemente osservati da varii autori, cioè uno spostamento dei centrosomi verso l'equatore[1].

Mentre queste pagine s'andavano stampando, ho potuto verificare nello sviluppo del *Belone* parecchie delle osservazioni fatte sulle uova di *Exocoetus*. Anche nelle uova di *Belone*, lo strato epidermico superficiale presenta molto spiccata la struttura particolare a

[1] Flemming, Zelle. in: Anat. Hefte 2. Abth. 3. Bd. 1894 pag. 106 e 109, dove si troverà la relativa bibliografia.

strie o fibre; e vi ho potuto constatare i medesimi fenomeni di contrazioni cellulari descritti innanzi.

Aggiungo qui, che la struttura delle cellule epidermiche superficiali può vedersi molto bene in preparati fissati con liquido di Hermann (o anche di Flemming), sia pure non colorati, se osservati in acqua o glicerina. La reazione ferro-emateinica di Heidenhain, usata dopo i suddetti trattamenti, dà eccellenti risultati.

Spiegazione delle figure della tav. 7.

Le figure sono tutte disegnate, fin dove era possibile, con la camera chiara di Abbe.

Fig. 1. Pezzo di epidermide estraembrionale di un blastoderma giovane; liquido di Mingazzini, cloruro d'oro, oc. 2. ob. $^1/_{18}$, ingr. ca. 1000.

Fig. 2. Pezzo di epidermide estraembrionale di un blastoderma piuttosto avanzato (dopo la chiusura del blastoporo); liquido di Hermann, triplice trattamento di Flemming, oc. 1. ob. E., ingr. ca. 550. In alcune cellule soltanto è disegnata la struttura superficiale. Nuclei irregolari, multinucleolati (in degenerazione?).

Fig. 3. Pezzo di epidermide embrionale, dal preparato precedente; ingr. come nella fig. 2.

Fig. 4. Cellula epidermica superficiale, invecchiata, del sacco vitellino d'un embrione a termine; oc. 3. ob. $^1/_{12}$, ingr. ca. 900.

Fig. 5. Pezzo del foglietto epidermico superficiale, della superficie distale del sacco vitellino di un embrione da poco sgusciato; sono disegnati i soli contorni cellulari; sublimato, acido acetico, cloruro d'oro; ingr. come nella fig. 3.

Fig. 6. Altro pezzo come nella fig. 5, preso dalla porzione mediana ventrale del sacco vitellino; ingr. eguale al precedente.

Fig. 7. Sezione del sacco vitellino corrispondente alla fig. 5; ingr. identico.

Fig. 8. Sezione del sacco vitellino corrispondente alla fig. 6; ingr. identico. *f. s.* foglietto epidermico superficiale, *f. p.* foglietto profondo, *mes.* mesoderma.

Fig. 9. Gruppo di cellule del foglietto superficiale, in contrazione; liquido di Hermann, triplice trattamento di Flemming; oc. 3. ob. E., ingr. ca. 700.

Fig. 10. Pezzo di foglietto epidermico superficiale, con varie cellule in divisione; liquido di Hermann, safranina di Pfitzner; oc. 3. ob. C., ingr. 210.

Fig. 11. Coppia di cellule appena divise, dal preparato precedente; oc. 3. ob. $^1/_{12}$, ingr. ca. 900.

Fig. 12. Cellula epidermica superficiale con doppia mitosi (?); trattamento come nella fig. 10; oc. 3. ob. E., ingr. ca. 700.

Fig. 13. Cellula epidermica superficiale con tramezzo internucleare e nuclei figli nello stadio vescicolare; liquido di Flemming, safranina; oc. 3. ob. im. acqua, ingr. 800.

Fig. 14. Cellula come la precedente; un nucleo figlio nello stadio pettiniforme, l'altro poco netto; ingr. come la fig. 13.

Fig. 15. Cellula epidermica superficiale in via di strozzamento; liquido di Hermann, cloruro d'oro; oc. 1. ob. $^1/_{18}$, ingr. ca. 800 (finita con oc. 3).

Fig. 16. Cellula grande con doppio tramezzo e due coppie di nuclei figli; liquido di Flemming, safranina; ingr. come la fig. 13.

Fig. 17. Coppia di cellule proveniente da una cellula per formazione di setto, in seguito a divisione amitotica del nucleo; una delle cellule ha due nuclei derivanti molto probabilmente da amitosi di un nucleo preesistente; liquido di Hermann, triplice trattamento di Flemming; oc. 3. ob. $^1/_{12}$, ingr. ca. 900.

Fig. 18. Coppia di cellule figlie provenienti dalla divisione di una cellula del foglietto epidermico profondo, riunite da un lungo funicolo con in mezzo uno Zwischenkörper; nuclei figli nello stadio vescicolare; liquido di Mingazzini, cloruro d'oro, ematossilina e allume di ferro secondo Heidenhain; oc. 4. ob. $^1/_{18}$, ingr. oltre 1800.

Fig. 19. Varii esempii di amitosi dei nuclei delle cellule epidermiche superficiali; liquido di Mingazzini, bleu d'anilina; oc. 3. ob. $^1/_{12}$, ingr. ca. 900.

Die neuesten Beobachtungen über natürliche Eisenresorption in thierischen Zellkernen und einige charakteristische Fälle der Eisenverwerthung im Körper von Gephyreen.

Von

Dr. Robert Schneider

in Berlin.

Mit Tafel 8.

Bei meinem diesjährigen Aufenthalte an der Zoologischen Station zu Neapel kam es mir darauf an, mit Hilfe einer längeren Reihe von Controlluntersuchungen besonders zwei Punkte möglichst klarzulegen, welche sich bei meinen bisherigen Arbeiten über Verbreitung und Bedeutung des Eisens im Thierkörper als die strittigsten und bedeutsamsten herausgestellt hatten, aber bislang einer definitiven wissenschaftlichen Klärung noch ermangelten. Es galt die Fragen zu beantworten, erstlich: haben die Nuclei des lebendigen animalischen Zellgewebes eine besondere Neigung, das vom Organismus natürlich resorbirte Eisen in sich aufzuspeichern, d. h. also, müssen sie als der Hauptablagerungsort des fraglichen Elementes in der Zelle angesprochen werden? — zweitens: spielt das Eisen in oxydischer, durch Ferrocyankalium nachweisbarer Form in den respiratorischen Geweben und Organen aller wasserbewohnenden Evertebraten eine ausgesprochene Hauptrolle und steht es demnach zu den Processen der Athmung und des Gasaustausches in bestimmter physiologischer Beziehung? — Aus der großen Zahl vorliegender Beobachtungen, deren Ergebnisse jene beiden wissenschaftlichen Fragen in zweifellos positivem Sinne entscheiden, möchte ich an dieser

Stelle einige besonders charakteristische und, wie ich glaube, beweiskräftige kurz erörtern.

Die regelmäßige und natürliche[1] Aufnahme von Eisenverbindungen gerade in die Zellkerne thierischer Gewebe musste mit Recht bis in die neueste Zeit immer noch als kritische Frage behandelt werden. Freilich hatte ich selbst schon eine ganze Reihe für diese Erscheinung sprechender Beobachtungen mitgetheilt[2]. Seitdem will Macallum[3] das vom Körper aufgenommene Eisen sogar direct im Chromatin von Zellkernen nachgewiesen haben, ein Resultat, welches besonders von Gilson[4] in Zweifel gezogen worden ist. In der That liegen mancherlei Bedenken vor, deren mehr oder minder anzuerkennende Berechtigung eine völlig klare Erkenntnis und durchschlagende Entscheidung vielfach erschwerte. Schon die Natur der anzuwendenden chemischen Reagentien giebt zu Irrthümern Veranlassung; denn wie leicht kann, wenn nicht die äußerste Vorsicht obwaltet, aus dem gelben Blutlaugensalze unter dem Einflusse der Salzsäure Berlinerblau künstlich ausgeschieden und hinterher als angeblich natürlich resorbirtes Eisen irgendwo gefunden werden. Solche Fälle können bei einfachen chemischen Analysen mit unterlaufen; um wie viel eher, wenn, wie hier, organische Gewebe und Substrate die Zersetzbarkeit der Chemikalien vermehren. Ferner kommen die sehr mancherlei Conservirungs- und Härtungsmittel in Frage, wenn es sich um Präparate oder Schnitte handelt, welche auf die Gegenwart von Eisen geprüft werden sollen. Was kann da nicht

---

[1] Ich betone das Wort natürlich hier ausdrücklich, denn es handelt sich bei allen hier vorliegenden Untersuchungen nicht etwa um künstlich dem Organismus zugeführtes Eisen oder gar um noch künstlichere Färbungen abgetödteter Gewebe mittels der Eisenreaction (unter Ausscheidung von Berlinerblau), sondern ausschließlich um das von den Thieren unter normalen Lebensbedingungen freiwillig, also natürlich aufgenommene. In so fern hat, meines Erachtens, der hier zunächst vergleichend anatomisch und histologisch behandelte Gegenstand auch seine physiologische Seite, da das hier nachgewiesene Vorhandensein des Eisens einer gesetzmäßigen Function der Lebensthätigkeit, einem natürlichen Bedürfnisse entspricht.

[2] Über Eisenresorption in thierischen Organen und Geweben. in: Abh. Akad. Berlin 1888. — Histologische Untersuchungen über die Eisenaufnahme in den Körper des *Proteus*. in: Sitz. Ber. Akad. Berlin 1890 pag. 887—897.

[3] A. B. Macallum, On the demonstration of the presence of iron in chromatin by microchemical methods. in: Proc. R. Soc. London Vol. 50 1892 pag. 277—286.

[4] G. Gilson, On the affinity of nuclein for iron and other substances. in: Rep. 62. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. 1893 pag. 778—780.

schon Alles zersetzt, hineingerathen oder auch ausgezogen worden sein? Ebendahin gehört auch der MACALLUM'sche Nachweis mit Zuhilfenahme des Schwefelammonium, der in mir selbst gewisse Zweifel aufsteigen ließ. Vollends bei schon länger conservirten Objecten liegt die Frage nahe, ob das Eisen nicht etwa erst aus der Conservirungsflüssigkeit eingedrungen sein könne. Ja, der Berliner Botaniker MÜLLER verweist sogar auf die Gefahr, welche vom Eisengehalt in den Gläsern drohe, besonders wenn es sich um darin aufbewahrte, vorher mit starken Alkalien behandelte Dinge handelt. Und wenn dann gerade die Zellkerne irgendwie künstlich eingeschlepptes Eisen oder nachträglich erzeugtes Berlinerblau in sich aufnehmen, so entspricht dies ganz ihrer anderweitigen Natur. Dazu kommt endlich jenes alte Vorurtheil, das Eisen spiele überhaupt nur im Blute der Thiere eine hervorragende Rolle, und auch dann nur in der sogen. verkappten, durch Ferrocyankalium direct nicht nachweisbaren Form; durch andere Reagentien zersetzt und der gewöhnlichen Reaction zugänglich gemacht, werde dieses »Bluteisen« dann leicht in alle möglichen anderen Körpertheile und Organe übertragen.

Dieser vollkommen berechtigten Skepsis gegenüber hatte ich schon bei meinem hiesigen Aufenthalte vor 5 Jahren an frischen Objecten, z. B. *Squilla mantis*, gezeigt, wie sich hier oft beträchtliche Mengen natürlich resorbirten Eisens, zumal in den Kiemen, auf untrüglichem Wege nachweisen lassen. Diesmal kam es mir in erster Linie darauf an, direct an frischem Materiale die bisher ermittelten Erscheinungen der Eisenresorption zu prüfen, und zwar unter Beobachtung aller denkbaren Vorsichtsmaßregeln, um jeden Irrthum von vorn herein auszuschließen. Dass das Eisen schlechthin in bestimmten Körpertheilen vieler marinen Thiergruppen quantitativ weit mehr dominirt und eine weit bedeutsamere Rolle spielt, als man bisher anzunehmen geneigt war, bestätigte sich bei dieser Gelegenheit sehr bald. Aber auch die besondere Neigung der Zellkerne in den Geweben solcher hervorragend siderophilen Organismen, das natürlich resorbirte Eisen gerade in sich aufzuspeichern, trat als unverkennbares und immer wiederkehrendes Gesetz hervor, d. h. einfach empirisch ausgedrückt: die Inhalte solcher Nuclei zeigten nach der Behandlung mit Ferrocyankalium und ganz verdünnter Salzsäure eine deutliche, oft sehr brillante und scharf abgegrenzte Bläuung. Zu aller Sicherheit wurden die fraglichen Objecte sofort nach der möglichst schnell vorgenommenen chemischen Reaction zunächst frisch in Glycerin

beobachtet und meist schon hier die ausgesprochene Kernresorption erkannt. Präparate, welche den Proceduren des Entwässerns, Härtens, Färbens und Schneidens ausgesetzt werden mussten, wurden erst dann als beweiskräftig und vollwerthig anerkannt, wenn sie ein den frisch beobachteten analoges mikroskopisches Bild ergaben.

Als ein solches Versuchsobject, welches mit überraschender Präcision die Thatsache vom Eisengehalte der Zellkerne darlegt, erwies sich *Clavellina Rissoana* Sav. Diese Tunicate, so zu sagen auf frischer That überführt, habe ich für das geeignetste Beweisstück an dieser Stelle gehalten. An Hunderten von Exemplaren wurde in der eben angeführten einwandfreien Weise die Eisenreaction vorgenommen, und alle gewährten danach, schon makroskopisch betrachtet, das schöne Bild einer charakteristischen, von innen nach außen sich regelrecht fortsetzenden Gesammtresorption (Taf. 8 Fig. 1), deren Ausgangspunkt offenbar die Verdauungsorgane sind. Die Bläuung ist im Tractus und Magen (zuweilen auch im Hepatopankreas) am intensivsten, zieht sich von dort in die Wandungen der Kiemenhöhle, durchsetzt die Körperhaut und gehört auch einigen typischen Stellen der Tunica an, besonders in der Umgebung des Kiemendarmabschnittes selbst, aber auch häufig des Magendarmes. In den Gewebeschichten dieser sämmtlichen Organgruppen nun wurden die Kerne als der Hauptablagerungsort des vom Thiere aufgenommenen Eisens erkannt, zunächst die ziemlich großen der Tunicazellen[1]. Bei stärkerer Vergrößerung wird es hier aber leicht offenbar, dass bei Weitem in den meisten Fällen das Eisen nicht den ganzen Nucleus erfüllt, sondern auf eine bestimmte Inhaltszone concentrirt ist, die wohl nur als Nucleolus oder Kerngerüst angesprochen werden kann (Fig. 2*a*). Diese Erscheinung dürfte ihrerseits geeignet sein, auch die Glaubwürdigkeit der Macallum'schen Beobachtung vom Eisen im Chromatin der Zellkerne immerhin zu stützen, so weit die bisher gewonnenen Anschauungen von der nahen Beziehung zwischen jenen Kernbestandtheilen überhaupt als maßgebend gelten können. Besonders scharf tritt dies Verhalten hervor, wenn dann noch eine nachträgliche künstliche Rothfärbung der Kerne mit Carmin (in diesem Falle mit Boraxcarmin) vorgenommen wird. Ein solches Verfahren der halb natürlichen, halb künstlichen Kerndoppelfärbung ist bei dieser Gelegenheit zum ersten Male angewendet worden (Fig. 2*b*). Mit der

[1] Dieselbe Erscheinung ließ sich übrigens auch in den entsprechenden Zellen von *Diazona violacea* und *Ciona intestinalis* feststellen.

hier erforderlichen noch stärkeren Vergrößerung sieht man dann auch noch zwischen den Kernen Eisenpartikelchen in feinen Körnchen von Berlinerblau durch das ganze Gewebe vertheilt, ein Hinweis darauf, dass auch ein gleichzeitiger Austausch des betreffenden Stoffes durch alle Theile des Gesammtgewebes stattfindet. Ein anderes charakteristisches Bild ergab sich bei einer derartigen Doppelfärbung der Körperhaut (Fig. 3). Die Kerne des Epithels erscheinen hier meist völlig blau, haben also offenbar, bei ihrem completen Eisengehalte, ein Eindringen des Carmins verhindert; dagegen sind die Muskelfasern gefärbt. Die feineren Structurverhältnisse hinsichtlich der Nucleus-Resorption sind wegen der wesentlich kleineren Epithelzellen begreiflicherweise weniger gut zu studiren, indessen tritt immerhin auch hier ein charakteristisches Verhalten der Kerncentra zum Eisen hervor. Fig. 4 zeigt, wie sich die Epithelien der Kiemenhaut um die eisenhaltigen Nuclei herum in toto gefärbt haben (bei etwas intensiverer Wirkung des Färbemittels).

Andere untrügliche Fälle besonders schöner natürlicher Eisenresorption der Nuclei ergaben auch die Ektodermschichten von *Adamsia Rondeletii* und die Oberhautzellen von *Cerebratulus roseus*, ein Beweis dafür, dass die Erscheinung allgemein verbreitet ist und die verschiedensten Thiertypen beherrscht. Mit dem stricten Nachweise aber, dass die Zellkerne in gesetzmäßiger Wiederkehr zur Aufnahme eines metallischen, genau an seiner Ablagerungsstätte zu ermittelnden Stoffes neigen, dürfte auch die Anschauung wesentlich gefestigt werden, dass dem Nucleus die Bedeutung eines Stoffspeichers zufällt, der zu den Stoffwechselvorgängen innerhalb der Gesammtzelle in statischer Beziehung steht; eine Anschauung, zu welcher ja auch auf anderem Wege gewonnene Ergebnisse, botanische wie zoologische[1], berechtigen.

Was den anderen Punkt von mehr allgemein physiologischer Bedeutung, die fast ausnahmslose Gegenwart des Eisens in den respiratorischen Geweben und Organen der wasserbewohnenden Evertebraten, anbelangt, so ist derselbe, abgesehen von hierauf bezüglichen Einzelbemerkungen in meinen früheren Arbeiten über die Eisenresorption im thierischen Organismus, schon der Hauptgegenstand eines Vortrages gewesen, welchen ich auf der

[1] So auch die neueren Untersuchungen von Max Verworn: Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. in: Arch. Phys. Pflüger 51. Bd. 1892 pag. 1 bis 118 Taf. 1—6.

Naturforscherversammlung zu Halle a/S. im Jahre 1891 hielt, wobei auch eine lange Reihe makroskopischer und mikroskopischer Beweisobjecte, meist ebenfalls von der Neapolitanischen Station herrührend, vorgelegt wurde[1]. Die neueren, der Sicherheit halber an Vertretern aller wirbellosen Thiertypen angestellten Controllversuche hierselbst haben nun ergeben, dass die früheren Beobachtungen ihre Richtigkeit hatten. Das Eisen findet sich, mit verhältnismäßig geringen individuellen oder speciellen Ausnahmen, oft in bedeutenden Mengen, in den Kiemen der Tunicaten, Mollusken, Crustaceen, den Wasserlungen der Holothurien; oder bei solchen Thieren, die selbständiger Athmungsorgane entbehren, in Körpertheilen, welche den allgemeinen Gasaustausch vermitteln helfen, wie in der Haut oder den Tentakeln gewisser Würmer und Anthozoen, den Ambulacris vieler Echinodermen, in der Sarkode der Schwämme. Dieser Befund ließ auch auf eine typische chemisch-physiologische Bedeutung des Eisens gerade für die respiratorischen Processe schließen und widerlegte die althergebrachte, einseitige Anschauung, dass das Element ausschließlich zur Blutbildung erforderlich sei. Dies respiratorische Eisen erwies sich auch als nicht etwa nur mechanisch eingeschlepptes oder, wie man leicht argwöhnen könnte, als zersetztes »Bluteisen«, sondern verrieth in allen Fällen eine bestimmte histogene Beziehung zu den respiratorischen Gewebetheilen, d. h. es gehörte den Plasmen oder Nucleis der betreffenden Zellverbände an. Eine umfassendere Abhandlung über diesen speciellen Gegenstand hoffe ich demnächst der Öffentlichkeit übergeben zu können.

An dieser Stelle sollen nur einige merkwürdige Fälle erwähnt werden, wo Organe, deren respiratorische Function bisher zweifelhaft erschien, der Eisenprobe, so zu sagen dem Reagens auf Athmungsorgane nach den vorliegenden Erfahrungen, unterzogen wurden und dabei in der That mit großer Schärfe als regelmäßig eisenführend hervortraten. In besonders auffälliger Weise lieferten hierfür einige Angehörige der Gephyreengruppe Belegstücke. Die sogen. Tentakel, richtiger wohl als gelappte wimpernde Membran des Rüsselendes zu bezeichnen[2], von *Sipunculus nudus* Lmk. erwiesen sich bei allen zur Untersuchung gekommenen Individuen als typisch eisenhaltig (Fig. 6). Die deutlich nachgewiesene Beziehung dieses Organs zum Blutgefäß-

[1] Vgl. d. betr. Jahrg. der Verhandlungen deutsch. Naturforscher und Ärzte.

[2] Vgl. A. E. Shipley, Notes on the genus *Sipunculus*. in: Proc. Z. Soc. London 1893 pag. 326 ff.

systeme, die auch aus den Darstellungen der SHIPLEY'schen Arbeit erhellt (Taf. 27 Fig. 13), spricht an sich schon für die respiratorische Natur des ersteren. Dazu kommt nun die hier zu verzeichnende regelmäßige Eiseneinlagerung in die Kerne des constituirenden maschigen Zellgewebes (Fig. 7). Nach den vorliegenden mikroskopischen Objecten sind nicht ausnahmslos alle Kerne getroffen, wenn auch die bei Weitem meisten. Zuweilen sind auch die Plasmen eisenhaltig, und der Kern zeigt hier oft das vom oben Angeführten abweichende Verhalten, dass gerade die centralen Theile eisenfrei sind, oder sich überhaupt die Resorption nur in der Umgebung des Kernes findet. Die ebenfalls regelmäßig vorhandenen Eisenmengen in Darm und Schlund des Thieres dürften als der Ausgangspunkt auch des in den Rüssellappen resorbirten Eisens gelten. Ein interessantes Seitenstück dazu liefert *Sternaspis thalassemoides* Otto in seinen merkwürdigen, am Analschilde entspringenden Spiralfadenanhängen. Unterwirft man diesen Wurm in toto der Eisenreaction, so macht sich sofort eine intensive, häufig tiefdunkle Bläuung dieser Anhänge sowie auch der Borstensysteme geltend (Fig. 8). Letzteres entspricht ganz der von mir auch bei fast allen Chätopoden nachgewiesenen Gesetzmäßigkeit vom Eisengehalte der Borsten, der hier wohl einem speciell mechanischen Zwecke zu dienen hat. Vergrößerte Borstengruppen von *Sternaspis* sind in Fig. 10 *a—c* dargestellt, aus denen man gleichzeitig ersieht, dass es sich auch hier nicht etwa um äußerliche Auflagerungen, sondern ebenfalls um endogene Resorption handelt. Jene Spiralfäden, in denen Athmungsorgane vermuthet werden, geben, stark vergrößert, das Bild, wie es Fig. 9 vorführt. Die feinen zapfenartigen Fortsätze der zarten, innerlich einen Hohlraum einschließenden Membran sind es, welche das Eisen führen und somit eine gleichmäßige Vertheilung desselben über die ganze Oberfläche hin bedingen. Lässt man die Eisenreagentien, besonders die Salzsäure, noch längere Zeit auf das Thier einwirken, so tritt — wenigstens war dies bei sämmtlichen hier untersuchten Exemplaren der Fall — allmählich eine matte Bläuung des ganzen Objectes ein, welche durch den unverkennbaren Eisengehalt auch der Hautschichten, sowie des Darmes bedingt wird, und man könnte nun auf Grund dessen den Einwand erheben, dass es sich hier überhaupt um eine hochgradig eisenliebende Species handle, bei welcher eben alle Organe zur Resorption des Elementes neigen. Indessen tritt, wie gesagt, die Reaction gerade an den fraglichen Spiralanhängen so außerordentlich viel schneller und schärfer hervor,

als an den übrigen Körpertheilen, dass jene dennoch als die bevorzugten Träger der Resorption gelten müssen. Trotzdem ist es wahrscheinlich, dass auch hier, wie wohl meist bei den Würmern, die ganze Haut beim Athmen betheiligt ist.

Zweifellos scheint mir dies nach den vorliegenden Ergebnissen der Fall zu sein bei einem Dritten im Bunde, nämlich *Phascolosoma vulgare* Kef. Hier tritt nach der Behandlung mit Ferrocyankalium und Salzsäure sehr bald eine Bläuung der gesammten Körperoberfläche ein, ohne dass dabei die ebenfalls vorhandenen, aber viel weniger augenfälligen tentakelartigen Organe als besonders stark eisenführend auffielen. Bei genauerer Untersuchung dieses Theiles erwiesen sich die Hakengruppen des Rüssels und nur vereinzelte Kerne im Gewebe der Tentakelspitzen als eisenhaltig. Am bedeutsamsten aber, wie gesagt, erscheint hier jene ausgedehnte Hautresorption. Die Oberhaut zeigt nur mehr unregelmäßige Einlagerungen ohne ausgesprochene Beziehung zur Structur, welche sich indessen besonders um und auf die Hautpapillen concentriren. Der Eisengehalt der letzteren selbst, oft wieder den Kernen angehörig (Fig. 11), setzt sich, wie auch die Papillen dies thun, bis in die Unterhaut fort, und in dieser befindet sich, wie man schon mit bloßem Auge nach der Reaction erkennt, der Hauptsitz der starken Resorption. Zwischen und über den Fasern des Hautmuskelschlauches treten hier vorzugsweise die Elemente des Bindegewebes (Fig. 12) als die Träger des Eisens heraus, ein Verhalten, welches auch durch dünne Querschnitte bestätigt wird. Eine solche auffällige Totalresorption der Hautschichten habe ich bei einer ganzen Anzahl von Würmern, auch aus anderen Gruppen, feststellen können, so bei *Stylaroides* (*Pherusida*), *Aphrodite*, *Hermione*, bei gewissen Hirudineen und bei *Cerebratulus*.

Napoli, März 1895.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 8.

Fig. 1. Zwei *Clavellina Rissoana* nach der Eisenreaction (nat. Gr.).
Fig. 2. Eisenhaltige Zellkerne aus der Tunica von *Clavellina*.
a. bei Anwendung der einfachen Eisenreaction (ca. $^{180}/_{1}$),
b. bei Anwendung der Doppelfärbung (ca. $^{500}/_{1}$).
Fig. 3. Aus der Körperhaut von *Clavellina* (Doppelfärbung; $^{500}/_{1}$).
Fig. 4. Aus der Kiemenhaut von *Clavellina* (Doppelfärbung; $^{500}/_{1}$).
Fig. 5. Zellen aus der inneren Darmhaut von *Clavellina* mit eisenhaltigen Kernen ($^{500}/_{1}$).
Fig. 6. Aussehen des aus einander geschlagenen Rüsselendes von *Sipunculus nudus* nach der Eisenreaction (schwach vergr.).
Fig. 7. Dünnschnitt durch dasselbe Organ mit den eisenhaltigen Zellkernen ($^{180}/_{1}$).
Fig. 8. *Sternaspis thalassemoides* nach der Eisenreaction; *k* Kopfborsten, *a* Analschild, *sp* die analen Spiralanhänge (schwach vergr.).
Fig. 9. Kurzes Stück eines einzelnen Spiralfadens mit den eisenhaltigen Zäpfchen ($^{500}/_{1}$).
Fig. 10. Borstengruppen von *Sternaspis* ($^{180}/_{1}$).
a. Kopfborsten mit der inneren Eisenresorption.
b. Schildborsten, Spitzen.
c. Schildborsten, Basis, von Unterhautzellen mit eisenhaltigen Kernen umgeben.
Fig. 11. Papille aus der Haut von *Phascolosoma vulgare*; die körnigen Massen daneben sind ebenfalls eisenhaltige Einlagerungen der Oberhaut ohne bestimmt nachweisbare Beziehung zur Structur ($^{180}/_{1}$).
Fig. 12. Eisenhaltiges Bindegewebe aus der Unterhaut von *Phascolosoma* ($^{500}/_{1}$).

Mittheilungen über Copepoden. 10 u. 11[1].

Von

Dr. W. Giesbrecht
in Neapel.

Mit Tafel 9.

10. Über *Miracia minor* Th. Scott.

Die von Brady (1883), Claus (1891 δ) und mir (Mon. pag. 564, 815) beschriebene *Miracia efferata* Dana war bisher die einzige ausreichend bekannte Species des Genus *Miracia* Dana. Kürzlich aber ist noch eine *Miracia minor* von Scott[2] und eine *Miracia gracilis* Dana von Mrázek[3] beschrieben worden, jene nach ♀ und ♂, die im Golf von Guinea bei 4° 26′ S., 10° 1′ O. in 235 Faden Tiefe [?], diese nach ♂, die im Indischen Ocean bei 24° 15′ S., 63° 30′ O. gefischt wurden. Inzwischen (December 1893, Januar 1895) fand ich im hiesigen Auftrieb 1 ♂ und 2 ♀ einer *Miracia*-Species, die sich gleich den Arten Scott's und Mrázek's schon durch eine geringere Rumpflänge von *efferata* unterschied; die Untersuchung der Neapeler Thiere und der Vergleich mit den Darstellungen der genannten beiden Autoren ergaben, dass die Atlantischen, Indischen und Neapeler Thiere derselben Species zugehören. Die Differenzen, welche zwischen Scott's und Mrázek's Beschreibungen und meinen Befunden existiren, werde ich weiter unten bei der Beschreibung meiner Thiere erwähnen; sie sind mit der von mir angenommenen Identität der Arten vereinbar. Eine nochmalige Beschreibung der Species schien mir wünschenswerth, weil Scott's Darstellung in manchen Punkten unzulänglich ist, und Mrázek nur Männchen zur Verfügung hatte.

---

[1] Nr. 1—6 vgl. Mitth. Z. Station Neapel 11. Bd. pag. 56—106 Taf. 5—7, Nr. 7—9 ibid. pag. 631—693 1 Textfigur.

[2] Th. Scott, Report on Entomostraca from the gulf of Guinea. in: Trans. Linn. Soc. London Vol. 6 1894 (Januar) pag. 1—161 Taf. 1—15 [pag. 102, Taf. 11].

[3] Al. Mrázek, Die Gattung *Miracia* Dana. in: Sitz. Ber. Böhm. Ges. Wiss. Prag. Math. Nat. Cl. 1894 (November) Nr. 39. 9 pag. Taf. 14.

Die Synonymie der Species wurde von Dahl[1] richtig gestellt: Mrázek's Art ist nicht, wie der Autor glaubte, mit *Miracia gracilis* Dana identisch und muss daher den von Scott vorgeschlagenen Namen führen. *M. gracilis* Dana, die ich (Mon. l. c.) aus dem Genus *Miracia* entfernte und als Synonym zu *Setella gracilis* Dana stellte[2], ist nach Dahl, der sie wieder auffand, vielmehr eine Zwischenform zwischen *Miracia* und *Setella*; das von Dahl auf dieselbe gegründete neue Genus *Oculosetella* ist das dritte der Gruppe der Setellidae.

Auch eine andere Gruppe der pelagischen Harpacticiden, für die ich den Namen Ägisthidae vorschlug (Mon. pag. 78 Anm.), und welcher bisher außer *Aegisthus* Giesbr. nur noch das offenbar verwandte (Mon. pag. 37), aber unzulänglich bekannte Genus *Pontostratiotes* Brady zugezählt werden konnte, bereicherte Dahl um ein neues Genus: *Hensenella.*

Beschreibung.

Rumpf (Fig. 1, 5). Länge des ♀ 0,85 mm, des ♂ 0,77 mm (Scott giebt 0,93 mm an, ohne zu bemerken, für welches Geschlecht; nach Mrázek sind die ♂ 0,95 mm lang; wenn man die Rumpflänge aus seiner Habitusfigur [Fig. 4] berechnet, so erhält man nahezu dieselbe Zahl, während die Berechnung aus Fig. 5 eine Länge von 1,43 mm ergiebt). Die Cuticula ist derb, aber in geringerem Grade als bei *efferata*, und fein granulirt. Dass der Rumpf schlanker geformt ist als bei *efferata*, dass die Rückenlinie im Profil weniger gewölbt als dort und die Stirn in der Dorsalansicht abgerundet ist, und dass die Augenlinsen relativ größer sind als bei *e.* und in der Medianebene nicht zusammenstoßen, führt Mrázek richtig an. *Ab 1* und *2*, beim ♂ (Fig. 1, 5, 12) getrennt, sind beim ♀ (Fig. 8) verschmolzen; doch zieht an der Vereinigungsstelle eine Chitinleiste um die Innenfläche der Cuticula. Die weiblichen Genitalöffnungen (Fig. 8) liegen ventral, dicht am Vorderrande des Segmentes, und bilden die beiden Ecken einer queren Spalte; an ihrem Vorderrande sitzt je eine längere,

---

[1] Fr. Dahl, Die Schwarmbildung pelagischer Thiere: in: Zool. Anzeiger 18. Jahrg. pag. 168—172. Dahl bemerkt, dass schon Claus die kleinere *Miracia*-Art mit *Miracia gracilis* Dana identificirt habe; indessen finde ich in der citirten Arbeit (1891 5) diese Species gar nicht erwähnt.

[2] Mrázek monirt mit Recht, dass ich für dies Verfahren keine Gründe angegeben. Meine Gründe waren, dass nach Dana's Abbildung das Rostrum von *M. gracilis* dieselbe Form hat wie bei *Setella*, und dass die Darstellung, die er in der Habitusfigur von den Augenlinsen giebt, zu Zweifeln an deren Existenz um so mehr berechtigte, als Dana auch seinen *Oncäa*-Arten irrthümlich Cornealinsen zuschrieb.

den Hinterrand von *Ab 1~2* überragende Borste, und außen dicht neben dieser ein kleines Börstchen; der mediane Genitalporus befindet sich nicht weit vor der Hintergrenze von *Ab 1*. In diesen Dingen entspricht *minor* also der Zeichnung, die CLAUS vom Genitalsegment von *efferata* giebt; nur ist es mir nicht gelungen, die Rec. seminis an meinen beiden ♀ zu sehen, auch nicht an demjenigen von ihnen, das ich mit Kalilauge behandelte. Die männlichen Genitalöffnungen (Fig. 12) sind denen von *efferata* ähnlich; nur sind die 3 Borsten an den Deckeln der Öffnungen zarter. Wie bei *efferata* sind auch die Hinterränder der Abdomensegmente (Fig. 1, 2, 5, 7) mit Kränzen von Spitzen besetzt; die Spitzen sind aber kräftiger und viel länger als dort. Nur die Kränze von *Ab 4* und *5* stimmen in beiden Geschlechtern überein; der Kranz von *Ab 5* ist in der Mitte der Ventralseite unterbrochen und zieht sich über die Seiten des Segmentes hinweg bis auf die Dorsalfläche; er besteht aus einer einfachen Reihe von Spitzen, die etwas derber und kürzer sind als an den vorhergehenden Segmenten; der Kranz von *Ab 4* ist an der Ventralseite nicht unterbrochen und reicht nicht mehr auf die dorsale Seite des Segmentes; er ist doppelt, d. h. er besteht aus 2 Parallelreihen von Spitzen; die hintere Reihe ist zarter und wird von der vorderen bedeckt (Fig. 2). Ein ähnlicher Doppelkranz umsäumt beim ♂ auch den Hinterrand von *Ab 2* und *3* an der Ventralseite, während er beim ♀ an *Ab 2* ganz fehlt, und an *Ab 3* davon nur je ein Stück zu beiden Seiten des Segmentes übrig geblieben ist. MRÁZEK sagt nicht, dass die Spitzenkränze doppelt sind und zeichnet den Unterschied in der Form der Spitzen von *Ab 4* und *Ab 5* prononcirter, als ich ihn gefunden. SCOTT lässt den Hinterrand der letzten 3 Abdomensegmente in beiden Geschlechtern gefranst sein, wie es scheint ringsum. Die *Se* der Furca (Fig. 2, 7) sitzt der Randmitte näher als bei *efferata*; an ihrer Ansatzstelle finden sich auch hier 2 Dornen; die längere *St* ist fast so lang wie die 3 letzten Abdomensegmente und die Furca zusammen (SCOTT zeichnet sie kürzer); an ihrer Außenseite sitzt eine nicht halb so lange *St*; auf der Dorsalseite der Furca findet sich eine kleine *Si*, die ich bei *efferata* vermisse, wogegen hier eine kleine, dritte *St* vorhanden ist. Die relative Länge der Abdomensegmente und der Furca ist beim ♂ 15, 15, 15, 15, 13, 23, beim ♀ 15, 10, 10, 8, 13.

Die vorderen Antennen des ♀ (Fig. 10) articuliren ziemlich weit hinter dem vorderen Stirnrand und haben 8 Glieder, deren relative Längen etwa durch die Zahlen 9, 7, 7, 8, 7, 9, 6, 10 sich ausdrücken lassen (bei *efferata* ist nach CLAUS' Zeichnung das 3. Glied

relativ länger, besonders im Verhältnis zum 4.); Scott's Zahlen stimmen hiermit nicht völlig überein; er lässt das letzte Glied nur $^3/_4$ so lang sein wie das drittletzte. Die Greifantennen des ♂ (Fig. 1) haben im Allgemeinen die Form wie in Mrázek's Figuren; Scott zeichnet die Glieder, besonders das 2.—4., breiter, vielleicht nach einem gequetschten Präparat. Sie sind ganz ähnlich gegliedert und beborstet wie bei *efferata*; auch bei *minor* bildet das Endstück des 4. Gliedes ein selbständiges Glied; die 4 darauffolgenden Glieder halte ich für homolog dem 5.—8. Gliede des ♀, so dass das Kniegelenk zwischen dem 5. und 6. liegt.

Die hinteren Antennen (Fig. 9) sind auch hier 3gliedrig, wenn die Vereinigung von *B2* mit *Ri1* auch nicht so innig ist, wie bei *efferata*; Scott lässt die beiden Glieder getrennt sein und nennt die Antenne daher 4gliedrig. Die Zahl der Borsten am Ende des kleinen *Re* geben Mrázek und Scott auf 2 an; auch ich habe dort 2 Borsten gefunden, aber nicht regelmäßig, sondern an der einen von beiden Antennen in zwei Fällen nur eine, einmal auch drei. Von den Mandibeln und (1.) Maxillen (Fig. 10) giebt Mrázek eine zutreffende Darstellung und weist darauf hin, dass ich (Mon. pag. 564) bei *efferata* diese beiden Gliedmaßen mit einander verwechselte; dass ich nur ein Exemplar zur Verfügung hatte, bei dessen Präparation mir die Isolirung der Mandibel nicht gelang, und dass die breite gezähnelte Kaulade der Maxille ganz mandibelartig aussieht, mag meinen Irrthum entschuldigen.

Die Mandibeln sitzen so am Rumpf (Fig. 10), dass ihre rechtwinklig nach innen übergebogenen Kauladen in der Ventralansicht von der schmalen Kante aus zu sehen sind; diese treten zwischen dem Hinterrande der ziemlich langen Oberlippe und den kleinen anterolateralen Vorsprüngen der Unterlippe in das Atrium ein, während die Kauladen der (1.) Maxillen hinter diesen Vorsprüngen liegen und sich schräg von hinten her dem Atrium nähern.

Die 2. Maxille ist der von *efferata* ganz ähnlich; da diese Ähnlichkeit in Mrázek's Figur nicht ausreichend hervortritt, gebe ich eine Zeichnung der Gliedmaße (Fig. 6); sie zeigt ganz den Typus, wie bei manchen anderen Harpacticiden. Der (hintere) Maxilliped (Fig. 11) ist anders als bei *efferata* geformt, wie Mrázek hervorhebt, und dem von *Setella* ähnlicher; während Claus ihn bei ♀ und ♂ von *efferata* übereinstimmend fand, so sagt Scott, bei *minor* sei der Endhaken im männlichen Geschlecht länger als im weiblichen; ich kann das nicht bestätigen und bemerke noch, dass in meiner Figur der Endhaken etwas länger und das Mittelglied der

Maxillipeden etwas breiter erscheinen würde, wenn die gezeichnete Gliedmaße genau auf ihrer breiten Hinterfläche gelegen hätte; in der That ist sie so gedreht, dass man nicht bloß auf die Vorderfläche, sondern auch noch etwas auf die Innenkante sieht.

Die 4 Schwimmfüße des ♀ haben dreigliedrige Äste, nur *Ri* des 1. Fußes ist zweigliedrig, und zwar wird man das 1. Glied wegen seiner Länge als *Ri* 1∼2 bezeichnen dürfen. *B2* hat im 1. Fußpaare 1 *Se* und 1 *Si*; die *Si* fehlt an den übrigen Paaren, und die *Se* ist kleiner und im 4. Paare ganz winzig. An allen Paaren hat *Re1* eine *Se* und keine *Si*, *Re2* je 1 *Se* und 1 *Si*; *Re3* hat überall 2 *Se* und 1 *St* und außerdem 1 *Si* im 1. Paare, 3 *Si* im 2., und 4 *Si* im 3. und 4. Paare; *Ri* 1∼2 hat im 1. Paare 1 *Si*, die zu *Ri2* gehört; ebenso ist *Ri1* auch im 2. und 3. Paare borstenlos, während es im 4. Paare 1 *Si* trägt; *Ri2* des 2. und 3. Paares hat 2 *Si*, des 4. Paares nur 1 *Si*; *Ri3* trägt im 1. Paare 3, im 2. Paare 4, im 3. und 4. Paare 5 Borsten. *Efferata* weicht daher (nach Claus) durch den Besitz einer *Si* an *Ri1* des 2. und 3. Paares von *minor* ab. Die Schwimmfüße des ♂ unterscheiden sich von denen des ♀ in der Form von *B2* des 1. Paares (Fig. 3) und von *Ri* des 2. Paares (Fig. 4). Der Innenrand von *B2* des 1. Paares läuft nämlich in einen leicht gekrümmten Zapfen aus, und weiter proximal befindet sich am Innenrande ein kleiner, knopfförmiger Vorsprung; Mrázek erwähnt letzteren nicht und zeichnet ersteren gerader und spitzer, als ich ihn gefunden; Scott spricht von diesem Sexualunterschied überhaupt nicht. Eine minder auffällige, von Claus und mir übersehene Sexualdifferenz zeigt *B2* des 1. Fußes nach Mrázek auch bei *efferata*: wie ich bestätigen kann, befindet sich beim ♂ nicht weit vor dem distalen Ende des Innenrandes eine kleine, kammartig mit Spitzen besetzte Chitinleiste; ich bemerke bei dieser Gelegenheit noch, dass in meiner Figur vom 1. Fuß des ♂ von *efferata* (Mon. Taf. 45 Fig. 43) am Ende von *Ri3* drei statt zwei Borsten stehen müssen. Die andere Sexualdifferenz, die auch Scott beschreibt, und die sich auch bei *efferata* findet, besteht darin, dass *Ri2* und *3* des 2. Fußes beim ♂ zu einem Gliede verschmolzen sind; zugleich fehlt die Fiederung am Innenrande von *Ri1*, die das ♀ hat; auch sind die Fiederborsten an *Ri2* und *3* des ♀ hier auf 2 reducirt worden, welche der zweiten von *Ri2* und der ersten von *Ri3* zu entsprechen scheinen; die erste von *Ri2* ist ganz ausgefallen, und die beiden terminalen von *Ri3* sind verkümmert, die eine zu einem Pfriem, die andere zu einem kleinen Härchen. Außer durch den Mangel einer *Si* an *Ri1* des 2. und 3. Fußes und durch die Form von *B2* des männlichen 1. Fußes unterscheidet sich *minor* von

efferata auch durch Folgendes: an den vorderen Paaren sind die *Ri* im Vergleich zu den *Re* kürzer, *Ri1* des 1. Paares dagegen gestreckter; die *Se* von *Re* sind kürzer; am Innenast des männlichen 2. Fußes ist *Ri1* länger und *Ri2~3* von etwas abweichender Gestalt.

Das 5. Fußpaar besteht bei beiden Geschlechtern aus einem eingliedrigen Basale, das eine zarte *Se* trägt, und einem eingliedrigen *Re*; es ist jedoch beim ♀ (Fig. 13) größer und reicher mit Borsten ausgestattet als beim ♂ (Fig. 12); der Zipfel, in welchen an der Innenseite das Basale ausgeht und der als ein mit *B* verschmolzener *Ri* zu deuten sein dürfte, trägt beim ♀ eine lange mit Spitzen besetzte Borste, die fast bis zum Hinterrande von *Ab 4* reicht, und 3 kürzere, nackte Borsten, beim ♂ nur 2 kurze, nackte Borsten; *Re* hat beim ♀ 4 längere und 2 kürzere, beim ♂ 2 längere und 2 kürzere Borsten. Mrázek's Zeichnung vom 5. Fuß des ♂ stimmt mit der meinen bis auf kleine Unterschiede in der Form überein, während Scott die *Se* von *B* übersieht und den *Re* verkehrt, mit dem Außenrande nach innen, zeichnet; seine Zeichnung des weiblichen Fußes weist an *Ri* und *Re* ein kleines proximales Börstchen auf, welches ich nicht finden konnte. Die Gliedmaße unterscheidet sich von der von *efferata* besonders durch eine etwas stärker entwickelte Sexualdifferenz (nach Claus zeigt die Borstenzahl bei *e.* eine solche nur an *Ri*) und durch größere Länge der Borsten beim ♀ und eine geringere Zahl derselben beim ♂.

Es sind 2 Eiersäckchen vorhanden; zwar fand ich in einem des einen ♀ nur 2 Eier; jedoch scheint die gewöhnliche Zahl 4 zu sein, die entweder in einer Reihe hinter einander oder so liegen, wie es Fig. 8 darstellt. —

Wie Mrázek richtig bemerkt, ist *minor* der verwandten Gattung *Setella* in manchen Punkten ähnlicher als *efferata*; das gilt von dem Bau des (hinteren) Maxillipeden, der schlankeren Gestalt der Schwimmfüße überhaupt, der gestreckteren Form von *Ri 1~2* des 1. männlichen Fußes insbesondere und dem Bau und der Beborstung des 5. Fußes; andererseits sind der gänzliche Mangel eines Rostrums und die relativ geringere Länge der *Ri* an den vorderen Füßen Merkmale, in welchen sich *minor* mehr als *efferata* von *Setella* entfernt.

Die beiden Arten von *Miracia* würden nach ihren auffälligsten Merkmalen folgendermaßen zu diagnosticiren sein:

Efferata Dana. Die Augenlinsen stoßen in der Mediane der Stirn zusammen und flachen sich gegen einander etwas ab. Die Außenrandborste der Furca sitzt zwischen Mitte und Ende des Randes an. Der Endhaken des (hinteren) Maxillipeden ist sehr kurz. *Ri1*

des 2. und 3. Fußes mit Borste am Innenrande. Das ♂ hat am Ende des Innenrandes von *B2* des 1. Fußes keinen Fortsatz neben der *Si* und an *Re* des 5. Fußes 6 Borten.

Minor Th. Scott. Zwischen den Augenlinsen bleibt ein Raum frei. Die Außenrandborste der Furca sitzt ungefähr in der Mitte des Randes an. Der Endhaken des Maxillipeden hat etwa die halbe Länge des 2. Gliedes. *Ri1* des 2. und 3. Fußes ohne Borste am Innenrande. Das ♂ hat am Ende des Innenrandes des 1. Fußes einen leicht gekrümmten Fortsatz und an *Re* des 5. Fußes 2 längere und 2 kürzere Borsten.

11. Über *Seridium rugosum*, einen neuen Anneliden-Parasiten.

Ein geschlechtsreifes Weibchen dieses Parasiten wurde im Mai 1883 von Ed. Meyer an einem Anneliden entdeckt, in welchem der Entdecker eine *Praxilla* sp. vermuthete; der Parasit war an der Seite des Wurmkörpers angeklammert.

Beschreibung.

Färbung bleich, mit schwachem gelb-röthlichem Anflug, der von den Eiern in den Oviducten herrührt; diese füllten die Rumpfsegmente ziemlich aus und erstreckten sich nach vorn bis in *Ce* ~ *Th1* hinein, nach hinten bis in *Ab 2*. Außer ihnen war nur noch das ziemlich weit vom Stirnrande abgerückte Auge gefärbt und zwar lebhaft roth.

Länge des Rumpfes 3,5, der Eierschnüre 4,8 mm. In diesen sind die Eier ziemlich regelmäßig in Längsreihen an einander gefügt und platten sich zum Theil gegen einander ab; ihr Durchmesser beträgt etwa 0,12 mm; ich zählte ungefähr 150 in jeder Schnur.

Der Rumpf (Fig. 14, 15) ist lang gestreckt, und die Segmente des Vorderkörpers sind etwa gleich breit. Die Thoraxsegmente sind von einander und vom Abdomen durch tiefe Einschnürungen getrennt, während die auf das Genitalsegment folgenden Segmente weniger scharf von einander abgesetzt sind, wiewohl auch sie in normaler Weise mit einander articuliren. Man kann den kleinen Kopf wohl als verschmolzen mit *Th1* bezeichnen; doch wird er von *Th1* durch eine tiefe Rinne geschieden, die von der Mitte des Rückens aus anterolateral verläuft und an der Bauchseite durch eine dicke, dicht hinter den (hinteren) Maxillipeden verlaufende Chitinleiste ersetzt wird. In der Dorsalansicht erscheint *Ce* ~ *Th1* dreieckig, die folgenden 4 Thoraxsegmente rechteckig, mit abgerundeten Ecken und leicht eingebuchteten Seitencontouren; die mediane Partie der Rückenfläche von *Th1*

bis *Ab1* tritt in Form einer runden Längsfirst hervor. In der Seitenansicht bemerkt man, dass auf jedem der 4 hinteren Thoraxsegmente zwei dorsale Querfurchen verlaufen (gegenüber der hinteren articulirt jedesmal das zugehörige Fußpaar), an welchen bei dem lebenden Thiere das Innere deutlicher durchschimmert. Das ganze Chitin des Rumpfes ist fein gerunzelt.

Das Abdomen (Fig. 14, 15) hat 5 Segmente, da das erste, das Genitalsegment, mit dem zweiten nicht verschmolzen ist. Das Genitalsegment, zu beiden Seiten ausgebuchtet, ist das breiteste und längste und trägt auf der Ventralfläche jederseits ein bewegliches kurzes Rohr, aus dessen Öffnung die Eier austreten und an dem die Eierschnur aufgehängt ist. Die folgenden Segmente werden der Reihe nach etwas kürzer und *Ab 4* verjüngt sich nach hinten etwas, um mit dem schmalen Analsegment zu articuliren; der After ist ein vom hinteren Segmentrande ausgehender dorsaler Längsschlitz. Die Furca (Fig. 16) trägt die volle Zahl von 6 Borsten, unter denen *St2* die größte ist.

Die vorderen Antennen (Fig. 21) sind viergliedrig; Gliedlängen = ca. 7, 8, 12, 8 mal 0,005 mm. Die Glieder sind breit (noch etwas breiter als sie in Fig. 21 erscheinen, worin die Antennen etwas um ihre Längsachse gedreht gezeichnet sind), dorsoventral flach gedrückt, am meisten die beiden proximalen. Die Borsten sind nackt, und mit Ausnahme einer des ersten Gliedes kurz; zwei von ihnen, die proximalste des 1. und 2. Gliedes sind in kleine, ringsum mit feinen Spitzen besetzte Stümpfe umgewandelt. Ob die 3 mit *Aes* bezeichneten Anhänge wirkliche Ästhetasken sind, ist mir nicht so ganz sicher.

Die hinteren Antennen (Fig. 20) sind ziemlich schwächlich; dass sie trotzdem Klammerorgane sind, beweisen ihre drei Hakenborsten. Sie sind viergliedrig und ohne *Re.* An der Hinterfläche von *Ri2* stehen zwei oder drei kleine, proximal gebogene Dörnchen. — Die Mandibeln (Fig. 21) sind klein und bestehen nur aus der Kaulade, an deren Ende ein nach hinten gerichteter und, wie mir schien, beweglicher und ungezähnelter Haken sitzt. — Dicht an ihrer Ansatzstelle finden sich die (1.) Maxillen (Fig. 17), kleine längliche Plättchen, am Ende mit 4 oder 5 Börstchen besetzt. — Die hintere Maxille (vordere Maxilliped; Fig. 18, 21) hat ein sehr voluminöses Grundglied, an dessen nach vorn gekehrtem Endrande ein noch stärker chitinisirtes Glied articulirt; letzteres (Fig. 18) hat die Form eines gedrungenen Hakens, an dessen concaver Seite nahe am Ende zwei kleine Häkchen sitzen (in Fig. 21 ist dieser Endhaken der Bauchfläche des Thieres zugekehrt). Die hinteren Maxillen sind offenbar die hauptsächlichsten Klammerorgane des Parasiten, und

derselbe hatte die Endhaken so fest in die Haut des Wirthes geschlagen, dass sie abbrachen, als ich ihn ablösen wollte. — Der (hintere) Maxilliped (Fig. 21) ist viergliedrig, doch besteht das letzte Glied nur aus einem kleinen, zwei Börstchen tragenden Knöpfchen.

Die vier vorderen Füße (Fig. 15, 19) sind kleine, nach innen und hinten gekrümmte Gebilde, an denen aber ein zweigliedriges Basale, ein zweigliedriger *Re* und ein eingliedriger *Ri* deutlich zu unterscheiden ist; der 2.—4. Fuß scheint ganz übereinstimmend mit dem abgebildeten ersten (Fig. 19) gebaut zu sein und dürfte nach der Stellung der Äste zu urtheilen, noch zum Kriechen gebraucht werden. — Der fünfte Fuß (Fig. 15) ist jederseits auf einen kleinen, mit einem Börstchen versehenen Höcker reducirt. —

Unter den Anneliden-Parasiten giebt es mehrere, die wegen der langgestreckten Form ihres Rumpfes und der vollzähligen Segmentirung desselben zum Vergleiche mit *Seridium* herausfordern; nämlich *Sabellachares* M. Sars 1861, *Donusa* Nordm. 1864, *Rhodinicola* Lev. und *Clausia* Clap. — *Sabellachares*, den List (1889) mit seiner *Gastrodelphys* in Beziehung brachte, ist kaum für eine Wiedererkennung, jedenfalls nicht für eine Beurtheilung der systematischen Stellung hinlänglich genau beschrieben worden. — Etwas mehr theilt v. Nordmann über *Donusa* mit, die (außer in der Rumpfform) mit *Seridium* im Bau der Genitalöffnungen und mit *Rhodinicola* darin Ähnlichkeit hat, dass die vorderen Antennen 6gliedrig und die Äste der Thoraxfüße 3gliedrig sind, bei *D.* auffälligerweise auch die des 5. Paares. Die hinteren Antennen sind, wie v. Nordmann hervorhebt, keine Klammerorgane, und die beiden Maxillarfußpaare, von denen das vordere sehr weit nach vorn gerückt zu sein scheint, sind übereinstimmend gebaute Klammerhaken; über Mandibeln und Maxillen enthält die Beschreibung keine Bemerkung. Eine Nachuntersuchung von *Donusa* würde vielleicht ergeben, dass mit diesem Genus dasjenige Levinsen's identisch ist, trotz v. Nordmann's Bemerkungen über die hinteren Antennen, die nach der Figur zu urtheilen, auch bei *Rh.* nur recht schwache Klammerorgane sind, und über das 5. Fußpaar, von dessen Ästen v. Nordmann sagt, dass »sie von dem Basalgliede abfallen«, so dass zuweilen nur der äußere Ast vorhanden sei.

Genauer ist die Beschreibung, welche Levinsen[1] von seiner *Rhodinicola elongata* giebt; nur möchte ich annehmen, dass Levinsen

[1] G. M. R. Levinsen, Om nogle parasitiske Krebsdyr, der snylte hos Annelider. in: Vidensk. Meddel. Nat. For. Kjöbenhavn for 1877 (Mai 1878) pag. 351—380 T. 6.

die Maxillen, die vermuthlich bei *Rh.* wie bei *Clausia* und *Seridium* sehr klein sind, übersehen hat. *Rhodinicola* und die von mir in der fünften dieser Mittheilungen (Bd. 11 pag. 79) wiederbeschriebene *Clausia* zeigen nun, außer im Bau des Rumpfes, auch in den hinteren Antennen und in den Mundtheilen große Ähnlichkeit mit *Seridium* (abgesehen allerdings von den hinteren Maxillipeden von *Clausia*), so dass diese drei Anneliden-Parasiten zu einer engeren systematischen Gruppe (Familie Clausiidae) zusammenzufassen wären. Dabei sind die Thoraxfüße allerdings in sehr verschiedenem Grade reducirt, und diese Reduction geht einigermaßen parallel mit derjenigen der Gliederzahl der vorderen Antennen, die bei *R.* 6-, bei *C.* 5-, bei *S.* 4gliedrig sind. Die 4 vorderen Thoraxfüße haben bei *R.* dreigliedrige Außen- und Innenäste; sie sind im Verhältnis zur Rumpfgröße indessen so klein, dass ich trotz des Vorhandenseins von längeren Borsten an der Schwimmfähigkeit des Thieres zweifeln möchte. *C.* und *S.* können sicher nicht mehr schwimmen, vielmehr deutet die Krümmung und Bewaffnung der Äste ihrer Thoraxfüße darauf hin, dass sie sich ihrer zum Kriechen auf dem Leibe des Wirthes bedienen; bei *C.* haben nur noch die beiden vorderen Paare gegliederte Äste (3gliedrige *Re* und 2gliedrige *Ri*); bei *S.* sind zwar alle 4 Paare in gleicher Weise mit Ästen versehen, aber diese sind sehr klein und der *Re* ist nur 2-, der *Ri* nur 1gliedrig.

Neapel, Mai 1895.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 9.

Fig. 1—13 *Miracia minor*; Fig. 14—21 *Seridium rugosum* ♀.

Fig. 1. *M.* ♂ Seitenansicht. Vergr. 160.
Fig. 2. *M.* ♂ Hinteres Körperende ventral. Vergr. 240.
Fig. 3. *M.* ♂ 1. Schwimmfuß. Vergr. 400.
Fig. 4. *M.* ♂ 2. Schwimmfuß. Vergr. 400.
Fig. 5. *M.* ♂ Dorsalansicht. Vergr. 160.
Fig. 6. *M.* ♂ 2. Maxille (vorderer Maxilliped). Vergr. 400.
Fig. 7. *M.* ♂ Furca, Dorsalfläche. Vergr. 240.
Fig. 8. *M.* ♀ Genitalsegment, Ventralfläche. Vergr. 240.
Fig. 9. *M.* ♂ 2. Antenne. Vergr. 240.
Fig. 10. *M.* ♀ Kopf mit Gliedmaßen in situ. Vergr. 240.
Fig. 11. *M.* ♂ (Hinterer) Maxilliped. Vergr. 400.
Fig. 12. *M.* ♂ Letztes Thorax- und erstes Abdomensegment ventral; 5. Fuß. Vergr. 240.
Fig. 13. *M.* ♀ 5. Fuß. Vergr. 240.
Fig. 14. *S.* ♀ Dorsalansicht. Vergr. 40.
Fig. 15. *S.* ♀ Seitenansicht. Vergr. 40.
Fig. 16. *S.* ♀ Furca, dorsal. Vergr. 240.
Fig. 17. *S.* ♀ (1.) Maxille. Vergr. 400.
Fig. 18. *S.* ♀ 2. Maxille (vorderer Maxilliped), Endglied. Vergr. 320.
Fig. 19. *S.* ♀ 1. Fuß, Vorderfläche. Vergr. 400.
Fig. 20. *S.* ♀ 2. Antenne, Hinterfläche. Vergr. 400.
Fig. 21. *S.* ♀ Kopf mit Gliedmaßen in situ. Vergr. 240.

The Sexual Phases of Myzostoma.

By

William Morton Wheeler, Ph.D.,
Assistant Professor of Embryology in the University of Chicago,
Chicago, Ill. U. S. A.

With Plates 10—12.

Preface.

The parasitic genus *Myzostoma*, which FRITZ MÜLLER ('85) correctly styled »die in Bezug auf ihre Geschlechtsverhältnisse merkwürdigste und lehrreichste aller Wurmgattungen«, has been but little studied of late. v. GRAFF, NANSEN and BEARD have given such a full and clear account of the anatomy and sexual phases of these highly modified Annelids, that few morphologists would feel inclined to enter a field which seems at first sight to promise so little that is new and interesting. Nor should I have made this attempt had not Prof. EISIG incidentally called my attention to a peculiar Myzostome, *M. pulvinar*, of which we had found several specimens while on a collecting expedition to the Gulf of Sorrento. A study of this and the commoner Mediterranean species (*M. cirriferum* and *M. glabrum*) led to the following paper, in which I shall attempt to give a simpler — and I trust, also — a more satisfactory explanation of the sexual peculiarities of *Myzostoma*, than has been given by preceding authors.

For the opportunity of studying at the Naples Zoological Station I am indebted to the Smithsonian Institution, and to Prof. DOHRN who most generously permitted me to enjoy the privileges of his laboratory after the expiration of the term for which I was appointed. I am also indebted to Professors PAUL MAYER and HUGO

Eisig for much kind assistance and to Signor Lo Bianco for the abundance of Myzostome material with which he supplied me. I would, moreover, express my sincerest thanks to Prof. F. Jeffrey Bell and to Dr. Günther of the South Kensington Museum for permission to examine the Challenger Crinoidea and v. Graff's types of the Challenger Myzostomidae. The two gentlemen have also kindly allowed me to section and describe the new species of *Myzostoma* which I found while looking over the Crinoids.

In the fixing of the different species of *Myzostoma* for histological study, I have obtained the best results with corrosive sublimate and the corrosive-acetic and picro-acetic mixtures. The sections (5—7.5 μ in thickness) were fixed to the slide by means of the albumen and water method (see Bumpus '94, pag. 721, and Toyama '94, pag. 126) and stained with Heidenhain's iron-alum haematoxylin followed by a saturated aqueous solution of Orange *G*. The diffuse plasmatic stain of the Orange *G* forms an excellent background for the black or blue of the haematoxylin. This method enabled me to obtain a very clear — I might say, lithographic — stain. The various carmines and cochineals failed to give satisfactory pictures of the small nuclei and vague cell-contours which render the Myzostomidae so unfavorable from a histological standpoint. Even with the best results in staining, it is necessary to work almost constantly with an immersion objective.

Part I. Descriptive.

v. Graff in his taxonomic papers wisely refrained from subdividing the genus *Myzostoma*, although he appears to have recognized the lack of uniformity in the species. He was doubtless well aware of the necessity of utilizing internal as well as external anatomical characters in delimiting groups of species, but the state of preservation of the Challenger specimens and their value as types made a thorough examination impossible. It is, perhaps, as well that the genus was not subdivided into several genera, for it now appears from facts to be recorded in the present paper, that the adolescent stages of several, and probably of all species of *Myzostoma* are remarkably similar in their organization, although the adults may present differences to which a systematist might attach generic values. The final estimate of these characters must depend on a thorough morphological analysis of all the species of the group and

this may be left to future investigators; for the purposes which I have in view I propose to group the species according to their habits, thus:

I. Migratory species; i. e. species which move about freely on the Crinoids which they infest. Type: *M. cirriferum*, Leuck.

II. Stationary species; i. e. sluggish species which rarely if ever leave the spot where they have settled on the Crinoid. Type: *M. glabrum*, Leuck.

III. Cyst-producing species; i. e. species which produce galls or swellings on the discs or arms of their Crinoid hosts. Type: *M. cysticolum*, v. Graff.

IV. Entoparasitic species; i. e. species which inhabit the alimentary tract of their Crinoid hosts. Type: *M. pulvinar*, v. Graff.

All the species of these various groups may be arranged in a series of increasing parasitism, or, strictly speaking, commensalism, from the primitive and most typical forms of the first group to the very aberrant species of the fourth group. The departure in the adult from the juvenile condition increases in a corresponding manner: the young and adult of forms like *M. cirriferum* being very similar, while the young and adult of *M. pulvinar* are very dissimilar. The nine species which I shall consider in the present paper may be distributed among the four groups as follows:

I. Migratory species	*M. cirriferum*, Leuck. *M. circinatum*, n. sp.
II. Stationary species	*M. glabrum*, Leuck. *M. alatum*, v. Graff.
III. Cysticolous species	*M. platypus*, v. Graff. *M. belli*, n. sp. *M. cryptopodium*, n. sp. *M. eremita*, n. sp.
IV. Entoparasitic species	*M. pulvinar*, v. Graff.

1. *Myzostoma cirriferum*, Leuckart.

The habits and general structure of this commonest of the Mediterranean species of *Myzostoma* have been so fully described by Lovén ('42), v. Graff ('77), Nansen ('85) and others, that I may here restrict my account to the reproductive organs and the sexual phases. During February and March nearly all the specimens

of *Antedon rosacea*[1] at Naples are found to be infested with a variable number — sometimes several dozen — specimens of this species. At this season the specimens vary from 0.2—2.5 mm in length. v. Graff ('77) gives the size of this species as 4 mm, and I infer from this datum that all the specimens I have seen were young or little more than half grown. There may be but one brood during the year, but if this is the case, the period of oviposition must extend over several weeks or perhaps months.

The ovaries — the »problematical organs« of Nansen — are easily seen in horizontal sections through the mid-region of the body of specimens 1.75—2.5 mm in length (Pl. 10 Fig. 1 *ov.a* and *ov.p*). They project as two deeply staining protuberances from either side of the intestine. The relations of these bodies to the body-cavity and gut-diverticula are more clearly apprehended in cross-sections (Fig. 4 *ov*). Under a low magnification the cells of the ovary appear to be arranged in rows so that the organ often resembles a tuft or tassel. As seen in the figure it lies just dorsal to the base of the intestinal ramification (*int.r*). The continuity of the lumen of the intestine (*int*) and that of the ramification could be readily seen in the preceding section which I have not figured. The cavity into which the ovary projects is one of the body-cavity ramifications which in their totality have been wrongly called the ovary by all preceding writers who have had occasion to mention these structures. The mere presence of ova in different stages of growth in an organ does not of necessity make it an ovary, and this, I maintain, is the only evidence which has been advanced in favor of such an interpretation. It is quite evident that this criterion would make an ovary of the body-cavity of any typical Annelid.

In Fig. 4 several ova in different stages of maturation are seen along the dorsal boundary of the coelomic cavity and there are also a few mature ova floating in the lumen of the ramifications. The testes (*ts*) are well-developed and consist of masses of cells in all stages of spermatogenesis imbedded in the parenchyma of the dorsal part of the body. Similar masses occur also in the ventral parenchyma and lateral to the parapodia in other sections. The vesiculae seminales (*v.s*) are full of mature spermatozoa, still enclosed in plasmatic masses and awaiting liberation into the water through the so

[1] v. Graff ('87, pag .4) found specimens of *M. cirriferum* also on another Crinoid, *Antedon petasus*, Düb. and Kor.

called »penes«. These latter organs do not lie in the plane of the section figured.

The sections thus far described for the purpose of orienting the reader show only that specimens of *M. cirriferum* are hermaphrodite, i. e. contain both mature ova and spermatozoa side by side. These sections represent the condition which obtains during the greater part of the animal's life. For further details and clearer figures the reader may be referred to v. GRAFF's beautiful monograph ('77), in which the hermaphrodite phase of *M. cirriferum* is correctly described.

The facts on which I wish to lay particular stress are only brought out by the study of an unbroken series of individuals of *M. cirriferum* of different ages, and I venture to maintain that had such a study of this one species been undertaken earlier, much of the confusion which has arisen respecting the sexual phases of *Myzostoma* would have been avoided. The account here given is based on a large number of specimens, but for the sake of brevity I have constructed what I consider to be a typical series from somewhat fluctuating measurements. Such variations are unavoidable because the animals suffer a varying amount of contraction during killing and preservation, and because the changes in the reproductive organs often make their appearance somewhat earlier in some individuals than in others.

Stage 1. 0.225 mm long. In Myzostomes of this stage the intestine is very simple in its structure, consisting of a straight median tube with three very short diverticula on either side. There is but a single pair of ovaries consisting of oogonia. The testes are present as larger masses of spermatogonia, ventral to the short intestinal ramifications. A few of the spermatogonia are dividing, but there are as yet no spermatozoa.

Stage 2. 0.25 mm long. The intestine has undergone little change. There is no body-cavity. The ovaries are more distinct and consist of a triangular mass of cells on either side wedged in between the base of the intestine and its incipient branches. It is possible to distinguish two kinds of cells intermingled in the ovary, the one with larger clearer nuclei sometimes in karyokinesis, the other with smaller more deeply staining nuclei. The former are the oogonia and youngest oocytes, the latter I shall designate as accessory cells. The dividing spermatogonia in the testes are more numerous than in stage 1, but still there are no mature spermatozoa.

Stage 3. 0.275 mm long. This stage shows a slight advance beyond the preceding. A small cavity — the first trace of the body-cavity, which probably exists *in potentia* before this stage — makes its appearance as a small space surrounding the ovary. It probably arises by a separation of the dorsal and ventral layers of the peritoneal epithelium. These two layers have probably become closely applied to each other through the rapid growth of the parenchyma in the dorsal and ventral extraperitoneal regions of the body.

The general appearance of the ovary is that of the preceding stage, but at its periphery a few of the cells tend to detach themselves from the greater mass and to fall into the incipient body-cavity. When closely studied, these loosened cells prove to be in reality small cell-clusters, each consisting of a larger and clearer oocyte and two accessory cells. The latter are closely applied and, as it were, moulded to the rounded surfaces of the oocyte. When two accessory cells are present they usually lie on opposite surfaces of the oocyte, but they may lie side by side on adjacent surfaces. When this latter arrangement obtains the series of 3 cells forms an angle, so that it is often possible to see but one accessory cell, the other being concealed by the oocyte. Perhaps in certain cases only one accessory cell is present. In this third stage there are no mature spermatozoa, though the testes are more voluminous than in preceding stages and contain many dividing spermatogonia and spermatocytes.

Stage 4. 0.3 mm long. The gut-diverticula have lengthened somewhat; the body-cavity has extended itself laterally from the ovary and over each intestinal ramification. Within this body-cavity it was possible to observe a few free oocytes with their accessory cells evidently moving away from the ovary.

Besides the dividing spermatogonia and spermatocytes many developing spermatids and a few quite mature spermatozoa were found in the parenchyma ventral to the intestine.

Stage 5. 0.35 mm long (Pl. 10 Figs. 16 and 17). In this stage the intestinal branches have lengthened and the superjacent diverticula of the body-cavity (*coe*) are coextensive with or even exceed the intestinal branches in length. The ovaries still consist of a single pair of flattened cell-masses. Figs. 16 and 17 represent two successive sections — the former passing through the body of the ovary, the latter grazing its posterior end. The oocytes with their accessory cells (*o.m*) are seen swimming in the body-cavity. A few have already apparently attached themselves to the peritoneal

epithelium (Fig. 16 *o.m*). In this figure one of the oogonia is seen dividing at *oog*, the spindle being seen from the pole. Ventral to the intestinal branches numerous spermatogonia are dividing (*spg.p*) and the section also shows a mass of spermatids with nuclei elongating to form the heads of the spermatozoa (*sp*). In the other sections of the same series there are many mature spermatozoa.

Stage 6. 0.33—0.55 mm long. The intestinal and coelomic diverticula increase still further in length and their lateral ends begin to form secondary ramifications. The ultimate tips of these branches end just above the insertions of the parapodial setae. The triplet-cells, i. e. the migrating oocytes with their accessory cells, still occur in the ramifications of the body-cavity. Some of these have attached themselves to the dorsal wall of the body-cavity and have begun to grow into ova; but the number of growing oocytes is limited as yet. The number of mature spermatozoa, however, has increased considerably and many have already found their way to the vasa deferentia.

Stage 7. 0.6 mm long (Fig. 3). By this time the »uterus« or that portion of the body-cavity which lies in the mid-dorsal line, has been formed by the fusion of the circumovarial body-cavity extending inwards from either side. Testicular follicles have made their appearance in the parenchyma over the body-cavity. The vesiculae seminales are full of ripe spermatozoa, and the animal probably discharges them into the water from time to time. Many of the oocytes have attached themselves to the dorsal peritoneum of the body-cavity and its ramifications. Some of these oocytes have already attained about a fifth or fourth of their adult volume.

Stage 8. 1 mm long. In this stage the ramifications of the intestine and body-cavity have extended themselves still further into the flattened lateral edges of the body and have undergone further subdivision into minute branches. The number of ova attached to the dorsal walls of the body-cavity and its ramifications has greatly increased, but none of them have as yet reached maturity. The ovaries themselves show an indication of division on either side into two masses. This is readily seen in horizontal sections like Fig. 2 (*ov.a ov.p*). On one side of the figure the ovary is trilobed, but the middle and posterior lobes are together evidently the equivalent of the posterior ovarian lobe (*ov.p*) on the opposite side of the body.

Stage 9. 1.75—2.5 mm long. The ultimate ramifications of the intestine and superjacent body-cavity have extended them-

selves far beyond the parapodial insertions into the thin lateral rim of the body. There are two pairs of ovaries which are no longer flattened but of a tuft-like character. Many of the ova in the body-cavity have reached maturity, and in specimens 1.75 mm long the uterus (Fig. 5 *ut*) is often distended with eggs ready to be discharged through the uterine orifice (*o.ut*). The posterior ends of the nephridia (»oviducts« of NANSEN) form an unpaired tube (*neph*) which opens into the anterior end of the cloaca in the midventral line. They do not carry off the ova (unless these be dead and imperfectly developed), as NANSEN supposed, but probably function as excretory organs. In this stage the testes are fully developed and all the available interstices in the parenchyma are stuffed with masses of spermatozoa and cells undergoing spermatogenesis.

Stage 10. 4 mm long. This stage I have not seen, but the measurement is given by v. GRAFF ('77, pag. 6) and is evidently that of mature individuals. For reasons which will be obvious from my description of other species, it is highly probable that some individuals of this stage will be found to have the testes much reduced or altogether wanting, and the greater number of the ova nearly or quite mature.

From a consideration of these ten stages it follows:

1) that *M. cirriferum* is virtually hermaphrodite from the beginning of its sexual development;

2) that in stages 4—8 it is functionally male;

3) that in stage 9 it is functionally hermaphrodite;

4) that in stage 10 it is probably functionally female.

It is evident that this interpretation of the stages briefly described above, with the exception of the first point, may be attained by a superficial examination of the different stages, and without tracing the ova to their true source in the ovary. But the origin and growth of the ovum is of so much importance when we come to examine other species or generalize on the sexual phases of the Myzostomidae, that it will be necessary to consider the history of the ovum in somewhat greater detail.

And first it must be noted that the emigration of the ova from the ovary is not confined to stages 4 and 5, but continues throughout the animal's life. Whether there are definite periods of emigration or whether there is a continual detachment and emigration of young oocytes from the ovary, it is impossible to say, for although the first migration into the empty body-cavity may be readily observed,

the course of later adventitious oocytes would be very difficult or impossible to trace between the closely packed ova with which the body-cavity is soon filled.

The triplet-cells, though always recognizable as oocytes and accessory cells in the ovary, except in the very earliest stages, are most easily studied in the peripheral portion of the organ just before or during their detachment. The series of changes which the ovum of *M. cirriferum* undergoes from the triplet-stage to maturity is represented in Pl. 10 Figs. 6—15. All of these ova were drawn under the same power (ZEISS hom. im. $^1/_{12}$ oc. 3). The ova in Fig. 6 *a—d* were taken from a specimen killed in corrosive sublimate, the remainder of the series from specimens killed in picro-acetic acid. The latter fluid is the better preservative for the chromatin at least during the early stages.

An ovum such as is readily found in the peripheral portion of the ovary or migrating through the body-cavity is shown in Fig. 6 *a*. Those in Fig. 6 *b—d* have just attached themselves to the peritoneal epithelium. In all these cases the nuclei of the accessory cells are distinctly visible at either end of the young oocytes, but there is no longer any trace of a cell-limit between the cytoplasm of the accessory cells and that of the ovum. The cell-bodies of the three cells appear to fuse and form one oval or elliptical trinucleate cell. The deeply staining nucleolus in each nucleus remains distinct for some time; that of the ovum enlarges rapidly.

At first (Figs. 7, 9 and 10) the chromatic skein of the germinal vesicle, or oocyte-nucleus, is quite distinct and appears to form a continuous filament of uniform thickness throughout (Fig. 7). Later this skein resolves itself into a series of caryomicrosomes (Figs. 9 and 10). Finally (Fig. 8) the skein passes into the reticular stage leaving a more or less open space around the eccentric nucleolus.

During these stages the accessory nuclei grow apace and their boundaries become more difficult to trace. This is due in part to the fact that at the poles of the oval trinuclear mass the nuclear outlines reach the cell-boundary and appear to fuse with it, while in the opposite direction they reach the walls of the germinal vesicle. Hence there is only a limited region in which the membrane of the accessory nucleus may still be detected (Fig. 8).

As the ova grow the cytoplasm becomes denser and acquires a greater affinity for the haematoxylins and carmines. Eggs in this stage are shown in Figs. 11—14. In all of these — excepting Fig. 14

which represents a transverse section of an ovum — the contours of the accessory nuclei are still visible on either side of the germinal vesicle. They have become extended and have taken on the same appearance as the reticular cytoplasm. Within the germinal vesicle the stain fails to differentiate the chromatic from the achromatic reticulum, so that I can affirm nothing concerning the condition of the chromatin in this stage. Not infrequently the growing ova take up spermatozoa from the body-cavity and appear to digest them. This is shown in Fig. 13, where the fragments of the head of a spermatozoon are easily recognized by the regular series of chromatic discs. This process, of course, can have no relation to fecundation, but appears to be due to a phagocytic tendency on the part of the young ova. The ova of *Myzostoma*, as I shall show in another paper, are never fertilized till they are discharged into the water, no matter how numerous the mature and active spermatozoa which may occur with them in the body-cavity.

In the stages which succeed those just described all traces of the accessory nuclei have disappeared. Their outlines become indistinguishable from the general cytoplasmic reticulum of the ovum. This reticulum, at first very obscure, becomes more sharply accentuated and has more distended meshes, as the egg approaches maturity. Its affinity for stains is impaired and the spaces between the meshes of the reticulum seem to fill with a clear liquid (Fig. 15).

2. *Myzostoma circinatum* n. sp. (Pl. 10 Fig. 18).

A single specimen of this interesting species was found clinging to the convex surface near the base of one of the arms of an undetermined species of *Pentacrinus*. The locality given on the Challenger label is »station 214« (south of the Philippines). The Myzostome was of a drab color and about 5.5 mm long. The flattened body was proportionally much thinner than that of *M. cirriferum*. Its edges were rolled up to a considerable extent so that their exact outlines could not be determined without injuring the specimen. They bear long cirri, presumably 10 on either side. The suckers were large and distinct. The tips of the parapodia were circinate and each parapodium bore a pointed cirrus on the mesial surface of its base.

M. circinatum at first sight closely resembles v. Graff's *M. wyville-thompsoni* ('84 b, Pl. 6 Figs. 1 and 2), the only other described species

with circinate parapodia, but the following differences, some of which I believe to be of specific value, may be pointed out. The body of *M. wyville-thompsoni* is only 2.3 mm long and 1.7 mm broad. v. GRAFF's figure shows that the parapodia are relatively much larger and provided with more powerful hooks than those of *circinatum*. The most striking difference, however, is the absence of cirri at the bases of the parapodia in v. GRAFF's species. *M. wyville-thompsoni* is from the same locality as my species, but it occurs on different hosts, viz. *Metacrinus costalis* and *M. angulatus*.

The series of sections which was made from the specimen of *M. circinatum* revealed a most unsatisfactory histological preservation. This of course was to be expected in a specimen which had lain in alcohol since the days of the Challenger expedition. Nevertheless it was possible to determine that the structure of the reproductive organs was essentially the same as those of *M. cirriferum* in stage 9. There were two ovaries on one side of the intestine and only one on the other. Probably the single ovary originally consisted of two which had become closely applied to each other. In minute structure the ovaries agreed in every respect with those of *cirriferum*. The young oocytes could be readily distinguished from the deeply staining accessory cells adhering to their surfaces. Most of the testicular cells were nearly or quite mature, and huge masses of spermatozoa were found in cavities of the parenchyma on either side of the intestine. I was unable to find the vesiculae seminales and the penes, so that I am in doubt as to the manner in which the spermatozoa find their way into the water. The testes may, perhaps, dehisce into the body-cavity and allow the spermatozoa to pass out of the orifice of the uterus.

3. *M. glabrum*, Leuck.

Like *M. cirriferum* this species has been repeatedly described and figured (SEMPER '57, v. GRAFF '77, BEARD '84, etc.). It occurs on the disc in the immediate vicinity of the mouth of *Antedon rosacea*[1], attaching itself in such a way that its extensible pharynx may be inserted into the mouth of its host. Very frequently the larger specimens of *M. glabrum* bear smaller individuals on the

[1] According to v. GRAFF ('87 pag. 2) *M. glabrum* is parasitic also on *Antedon petasus*, Düb. and Kor.

anterior edges of their backs. These smaller individuals have been rightly regarded by v. Graff and others as the young of the same species. Beard's observations on these young, which it pleases him to call »complemental males«, will be considered in the sequel. Here I am concerned only with an account and interpretation of my own observations.

The ovaries of *M. glabrum* are a single pair of deeply staining oval masses, one on either side of the intestine in the middle of the body. In horizontal sections the general appearance of these organs is that of Pl. 10 Fig. 20 *ov*. Each mass is not solid like an ovary of *M. cirriferum*, but permeated with narrow and irregular spaces. The true relations of the ovaries to the body-cavity and circumjacent organs are best studied in transverse sections (Fig. 19). The ovaries are seen to consist of deeply staining cavernous invaginations of the uterine wall on either side of the intestine. The spaces which permeate them are continuous with the lumen of the uterus (*ut*) and its ramifications, the main branches of the »ovaries« of other authors. The minute structure of an ovary is shown in Fig. 21. In this figure it is readily seen that the organ is really a sudden and pronounced thickening of the peritoneal epithelium (*p.ep*) lining the »uterus« (body-cavity) and its ramifications. The thickening takes on the appearance of an invagination because its central portions are traversed by the spaces above described. These spaces, as will be seen, probably arise by the breaking away of cells in certain portions of the ovarian mass. The organ clearly consists of two kinds of cells, the larger and paler elements being oogonia or oocytes, the smaller and more deeply staining elements the accessory cells. In the specimen figured a number of spermatozoa (*sp*) have migrated from the body-cavity into the ovarian crypts. In the ovaries of many specimens — especially during the younger stages — the oogonia may be seen dividing. I have reproduced several such cells in Fig. 22. It will be observed that the accessory cells are already attached to the dividing oogonia. The divisions are evidently about to result in the formation of more oogonia or oocytes. I have not been able to determine how these new oogonia or oocytes acquire their accessory cells — whether by a division of the original accessory cells, or by attracting to their surfaces some of the deeply staining cells which occur so abundantly in all parts of the ovary. The solution of this problem is by no means easy, for not only are all the cells of the ovary very small and closely applied to one another, but the

karyokinetic figures are often poorly preserved and periodic in their appearance.

Towards the free periphery of the ovarian mass the cells are already arranged in triplets, each of which consists of an oocyte with a smaller accessory cell on either side. An examination of Fig. 23 *a—g* will show that the stages in the setting free of these triplets, their attachment and growth agree very closely with the corresponding stages of *M. cirriferum*. The accessory cells are assimilated by the growing oocyte, or ovum in the same manner. The last remnants of these cells are traceable only to the deeply staining stage of the ovum (Fig. 23*f*). In the earlier stages (Fig. 23 *c—f*) several irregular and deeply staining granules are found scattered through the cytoplasm especially towards the poles. These may be, for ought that can be determined to the contrary, the disintegrating masses of chromatin belonging to the nuclei of the accessory cells. The granules are not seen in the stage represented in Fig. 23*g*.

When a series of individuals of *M. glabrum* of different sizes was carefully sectioned and studied the following facts in the growth and structure of the reproductive organs were ascertained:

Stage 1. 0.175 mm long. There is a distinct and rather spacious body-cavity in this stage. The diverticula of the intestine are very short, however, being mere hollow buds.

In the region of the ovary there is a small accumulation of peritoneal cells (young oogonia) which are indistinguishable in appearance from the spermatogonia, a few of which are found in the ventral parenchyma.

These spermatogonia are not always clearly distinguishable from other non-sexual cells which are still relatively large and have a somewhat embryonic appearance.

Stage 2. 0.25 mm long. The body-cavity has grown smaller, the gut-diverticula somewhat longer. This decrease in the extent of the body-cavity in this stage is to be attributed to the proliferation of the spermatogonia which, I believe, first arise from the peritoneum lining the floor of the body-cavity and thence proliferate downwards into the ventral parenchyma between the insertions of the parapodia. The masses of spermatogonia thus formed appear to push up against the floor of the body-cavity and tend to obliterate its lumen. Many spermatogonia are dividing in this stage, but the majority are in the resting stage. A very few spermatocytes have been formed and have begun to divide, but none of the male

reproductive elements have as yet advanced beyond this point. The ovaries are in the same condition as in stage 1; they are mere flattened accumulations of young oogonia, or modified peritoneal epithelial cells on either side of the intestine.

Stage 3. 0.3—0.35 mm long (Pl. 11 Fig. 25). The intestinal diverticula extend out on either side beyond the insertions of the parapodia, but are still quite simple. The body-cavities on either side above these diverticula are only just fusing in some specimens in the median line above the intestine to form the »uterus«. The thickened portion of the body ventral to the intestine and its branches is full of proliferating male elements — many actively dividing spermatogonia and spermatocytes and a goodly number of mature spermatozoa. The ovaries are somewhat larger than in the preceding stages, but the two kinds of cells which are so characteristic of these organs in a later stage are not yet clearly seen, although the beginning of such a differentiation is perhaps already indicated by a difference in the size of the nuclei. Myzostomes in this stage are thus functionally male.

Stage 4. 0.375 mm long. The intestinal diverticula are developing further ramifications. The body-cavity has been obliterated with the exception of a very small space surrounding the ovaries. These are somewhat larger, but otherwise in about the same condition of development as in the preceding stage. The total volume of the testicular follicles has increased considerably, and there are a great number of mature spermatozoa.

Stage 5. 0.5—0.8 mm long. The body-cavity has become larger about the ovaries, but is not apparent elsewhere in the sections. The ovaries have increased in volume and the two kinds of cells, the oogonia and accessory cells, stand out clearly; the latter often staining very deeply in this stage. Instead of being smooth as in the preceding stages, the surface of the ovary becomes somewhat irregular and small cavities begin to invade the hitherto solid tissue of the organ. These cavities are large and distinct in specimens 0.8 mm long.

The greater portion of the Myzostome's body is now filled out with the testicular cells in all stages of division and metamorphosis into the spermatozoa. There are mature spermatozoa in abundance, both in the recesses of the ventral parenchyma and in the cavities of the vesiculae seminales. A few testicular follicles have also made their appearance in the parenchyma dorsal to the intestinal rami-

fications, and like those of the ventral parenchyma present all the stages in the multiplication and maturation of the male elements.

Stage 6a. 1 mm long. Specimens in this stage are found like those of the five preceding stages attached to the backs of older individuals. The intestinal diverticula now extend into the thin lateral edges of the body and have acquired further ramifiations.

In the peripheral portions of the ovaries which have now the adult form, the triplet-cells are seen breaking away and migrating into the body-cavity, which has extended further towards the lateral edges of the body along the dorsal surface of the intestinal diverticula. In some of the specimens a few of the oocytes have begun their growth while still in the ovary (compare Pl. 12 Fig. 56*o*). The male reproductive cells are still increasing in bulk and number.

Stage 6b. 1 mm long. The specimens have migrated from the backs of the older Myzostomes and have attached themselves to the disc of the *Antedon*. Sections reveal almost the same conditions as in the specimens of Stage 6a. The body-cavity is becoming larger and a few loose triplet-cells are found floating in it near the ovary.

Stage 7. 1—1.5 mm long. In this stage there is a further enlargement of the body-cavity. The conditions of the female reproductive organs may be readily studied in horizontal sections of specimens 1.5 mm long, like the sections represented in Pl. 11 Fig. 24. Here the ovary contains several dividing oogonia (*oog*) and the triplet-cells may be seen breaking away from the irregular margins of the organ. These cell-clusters (*o.m*) may be traced as they float through the ramifications of the body-cavity in every direction, till they attach themselves to the peritoneal epithelium. In some places they have begun to grow into ova together with their accessory cells.

The appearance of a cross-section of a specimen 1 mm long and which, like the preceding specimen, has already settled on the disc of the Crinoid is shown in Pl. 10 Fig. 19. There is an appreciable relative decrease in the size and extent of the testes. The ova, of which quite a number have taken up their abode in the body-cavity, show a tendency to settle on the dorsal peritoneum. They very soon become so numerous as to assume polygonal outlines from mutual pressure. None of these ova have as yet reached maturity. During their growth the peritoneal epithelium grows in between them and appears to surround them with follicles of flattened cells. These follicular partitions may in some cases arise from the

accessory cells, but I do not believe this to be the case. I am certain that the ova do not originate from the peritoneal epithelium of the body-cavity diverticula, as BEARD ('94) and others before him have claimed.

A cross-section through the ovary of the right side of Fig. 19 is shown, as it appears under a higher magnification, in Fig. 21.

Stage 8. 2.5—3.5 mm long. The body-cavity has reached its ultimate limits and is full of ova in all stages of growth. In this stage the »uterus« may be packed full of ripe ova ready to be discharged from the uterine orifice, which in this species is situated on the dorsal surface of the body near the cloacal opening. The testes, though reduced, are still voluminous; there are many mature spermatozoa, some of which have passed into the body-cavity, while others fill the vesiculae seminales. The ovaries are well developed, but I have found no karyokinetic figures to indicate a continued proliferation of oogonia. Doubtless triplet-cells still continue to be given off into the body-cavity, and probably this emigration of oocytes with their attendant cells may take place throughout the life of the animals either continually or intermittently. For obvious reasons this emigration is more difficult of demonstration than that which takes place when the body-cavity is still empty, or nearly empty. In this stage the animal is a functional hermaphrodite.

Stage 9. 3.5—4 mm long. The body-cavity appears to be very large, because the ova which have distended it during their growth have been largely discharged into the water and the slower influx of ova from the ovaries is far from occupying as much space as the original batch. Most of the ova which are still found clinging to the peritoneal walls of the body-cavity are well along towards maturity. In this stage the animal is really a functional female, since the testes are nearly or quite exhausted. One often find a few ripe spermatozoa floating about in the body-cavity. It would seem that the animal does not live long after this stage which is attained by many individuals about the last of March. After this date I found very few mature individuals on the specimens of *Antedon* which I examined. This matter, however, requires further investigation at the hands of those who may have an opportunity of studying the species during the ensuing months of the spring and summer.

The series of stages of *M. glabrum* here described will be found to differ in no important particular from the series of *M. cirriferum*

given above: *M. glabrum* is dioecious from the time its reproductive organs first appear, and like *M. cirriferum* it is functionally male in early life, then functionally hermaphrodite and finally functionally female in its senile stages. The correlation of the migration to the disc of the *Antedon* and the development of functional hermaphroditism is not by any means perfect, since it is possible to find functional male individuals on the disc of the *Antedon*, and incipiently hermaphrodite individuals still attached to the back and sides of the older Myzostomes. But in general it may be said that the change from the functional male to the functional hermaphrodite occurs when the animal shifts its position to the disc.

4. *M. alatum*, v. Graff.

In form and habits this species closely resembles *M. glabrum*. My observations were made on half a dozen specimens obtained from the discs of a few *Antedon phalangium*, Müller. The young are found attached to the anterior dorsal surface of the older individuals. The ovary and testes are almost exactly like those of *M. glabrum*, so that I may dispense with a special description and figures. The young individuals are functionally male, the larger ones functionally hermaphrodite. I have not seen any functionally female specimens, but doubt not that they occur.

Prouho's observations ('92) on this species, though incomplete in some particulars, were evidently made on more material than I have been able to secure, and as they offer very valuable support to my interpretation of the sexual phases of the Myzostomidae, I may quote them here.

He says: »On trouve, en effet, très fréquemment, sur le dos du *M. alatum*, de soi-disant mâles complémentaires, au nombre de un ou deux, rappelant exactement ceux qui ont été décrits par M. Beard chez le *Myzostoma glabrum* et que M. v. Graff avait eu probablement raison de considérer comme des jeunes. Or une série d'observations m'a montré, sans aucun doute possible, que les individus fixés sur les dos du *Myzostoma alatum* hermaphrodite sont de petits Myzostomes de son espèce qui, mâles dans leur jeune âge, avec spermatozoïdes bien développés et conduits déférents pareils à ceux de l'adulte, grandissent et acquièrent, en grossissant, des ovaires identiques à ceux de l'hermaphrodite qui les supporte, et cela sans abandonner les dos de ce dernier.«

The latter part of this quotation is worthy of particular attention. PROUHO did not see the true ovaries and what he designates as such are the »ovaries« of other writers, viz. the masses of eggs accumulated in the branching body-cavity. PROUHO's remarks are of interest because they show that in *M. alatum* the migration to the disc of the *Antedon* may be delayed till the animals are plainly hermaphrodite.

I have had no difficulty in finding the true ovaries, one on either side of the intestine, in a small individual attached to the back of an adult *M. alatum*. The structure of these organs is too much like that of the ovaries of *M. glabrum* in the corresponding period of growth (stage 7) to require special description.

This peculiar habit of the young specimens settling on the older ones is not confined to *M. glabrum* and *alatum*. It occurs also in *M. horologium*, v. Graff, parasitic on *Actinometra jukesi* and *A. strata*, as may be concluded from v. GRAFF's Pl. 1 Fig. 14 ('84b). In describing the species at pag. 28 he says: »The sexual organs resemble those of the last mentioned species (*M. glabrum*) and the young are attached to the body of the adult in the same way.«

Three of the species studied by NANSEN ('85), viz.: *Myzostoma gigas*, Lütken, *giganteum*, Nansen, and *carpenteri*, v. Graff, also agree with the above mentioned species in carrying the young. NANSEN also infers, and I quite agree with him, that the same habit may occur in most sedentary species, like *M. chinesicum*, v. Graff, *testudo*, v. Graff, *echinus*, v. Graff, and *compressum*, v. Graff.

5. *M. platypus*, v. Graff.

This interesting species was described and figured by v. GRAFF ('87, pag. 13 and 14, Pl. 3 Figs. 7 and 8 and 9—12) from a single specimen taken from a leather-like uncalcified cyst on a specimen of *Actinometra nobilis* from Samboangan. v. GRAFF refrained from sectioning the type specimen and confined himself to a description of its external characters. On looking over the specimens of *Actinometra nobilis* in the S. Kensington Museum I happened upon one which had the disc and bases of the arms covered with soft elliptical cysts. Nine of these cysts were opened and each was found to contain a single large specimen of *M. platypus*. Eight of the specimens were sectioned in the hope of finding differences in the development of the reproductive organs, but unfortunately all of them were almost exactly of the same age.

The dorsal and ventral aspect of one of the specimens is represented in Pl. 11 Figs. 26 and 27. The body is triangular in outline, the lateral edges being reflected dorsally like the brim of a tricorn hat. Of the three sides one is anterior and bears the dorsally reflected pharynx, while the two others are lateral. The edges of the three folds are furnished with the usual 20 cirri. The ventral surface is embossed with a number of peculiar thickenings. There is a longitudinal series of four raised and flattened lines extending along the mid-ventral line (Fig. 27 *z*). In one specimen the second and third of these four thickenings were confluent. v. GRAFF has given a good description of the 10 parapodia; each of which bears at its base a large heartshaped and more or less flattened thickening. The penes (*pen*) are unusually large and well-developed. They are reflected dorsally along the sides of the body as a pair of thickwalled and somewhat tapering tubes. The suckers, too, are excessively developed and project considerably beyond the surface of the body. All of these structures, suckers, cordate thickenings, penes and linear median thickenings give the ventral surface of the animal a sculptured or chiseled appearance.

Sections showed that all of the specimens were in the functionally hermaphrodite phase with much reduced or evanescent male organs. The transverse section, of which Fig. 28 represents a little more than one half, passes through the middle of the body cutting on either side a penis (*pen*), the mid-ventral thickening and third pair of parapodia (*pr*). As in many other cysticolous species the great bulk of the body consists of parenchymatous tissue. The intestine and its branches (*int* and *int.r*) are accompanied by rather narrow ventral and dorsal ramifications of the body-cavity (*coe*). In these latter ramifications the ova are found, either mature and floating freely in the lumen or attached to the walls and in different stages of growth.

The ovaries (*ov*) are readily found, owing to their great affinity for stains, and may be regarded as representing a type intermediate between the ovaries of *M. cirriferum* and *glabrum*. The thickening of peritoneal epithelium from which each of the ovaries originates is not depressed into the underlying parenchyma as in *M. glabrum*, but projects into the lumen of the body-cavity as in *cirriferum*. At the same time the thickening is split into several irregular lobes or masses like those seen in the ovaries of *M. glabrum*. The ovaries of *M. platypus*, however, differ from those of all other Myzostomes

hitherto described in lying ventral to the intestinal ramifications (see the upper part of Fig. 28)[1]. The minute structure of the ovary is like that of other species. Oocytes and accessory cells are readily distinguished by their size and staining, though both of these elements are more minute than their equivalents in the preceding species.

In Fig. 28 a few testicular follicles (*ts*) are seen embedded in the parenchyma beneath the terminal coelomic ramifications in the upturned lateral portion of the body, and also in what probably represents the lumen of the penis.

Since the specimens of *M. platypus* were all taken from the same Crinoid and were all in very nearly the same stage, I can of course make no definite statements concerning the sexual phases through which this species may pass. Utilizing, however, the facts which I have collected from other species, I infer that the stage of *M. platypus* described above, must correspond to the late hermaphrodite stage of *M. cirriferum* and *glabrum*. Had the specimens been killed somewhat later in the year, I doubt not that they would have been found to be purely female, without any traces of testes. Perhaps at this time young specimens in the male phase would have been found in the cyst of the *Actinometra*.

6. *M. belli* n. sp.

Of this species, which I take great pleasure in dedicating to Prof. F. Jeffrey Bell, three specimens were studied. They were taken from hard calcareous galls at the bases of the arms of *Pentacrinus alternicirrus*. Each gall contained but a single Myzostome. The Crinoids were collected at Station 214 (south of the Philippines) by the Challenger Expedition.

The three parasites were whitish in color and varied in length from 2.25—2.5 mm. Dorsal and ventral views of one of the specimens are shown in Pl. 11 Figs. 31 and 32. The lateral edges of the body are reflected dorsally till they nearly meet. A few imperfectly developed cirri are observable towards the anterior ends of the lateral edges near the protruding tip of the pharynx, and five pairs of small pointed parapodia are readily distinguished on the ventral aspect. I failed to find any traces of a penis or of suckers either

[1] This figure has been inverted by the lithographer.

in surface views or in sections. This simplification of structure extends also to the internal sexual organs. All three specimens were in about the same phase of reproductive activity. Curiously enough these specimens, notwithstanding their enclosure in the thickwalled cysts and long sojourn in alcohol, were in a most excellent state of preservation.

Pl. 11 Fig. 33 represents a cross-section of one of the specimens through the middle of the body. The crescentic outline of the section is sufficiently explained by a glance at the surface view in Fig. 31. The posterior end of the retracted pharynx and the tips of the intestinal ramifications (*int.r*) which run forward into this region of the body are cut transversely. The spacious body-cavity in which the intestinal ramifications lie, is filled with mature or nearly mature vesiculated ova (*o*). At first I had great difficulty in finding the ovaries, because I sought for them where they are found in other species, viz. dorsal to the main branches of the intestine and near the center of the body. They were finally found in all three specimens as two deeply staining cell-masses beneath the intestine some distance from the mid-ventral line and very close to the ventral wall of the body (*ov*). Under a higher magnification (Pl. 11 Fig. 34) the pale oocytes and deeply staining accessory cells were very easily resolved. Near the edge of the mass the typical triplet-cells were seen floating in the body-cavity or already applied to the peritoneal epithelium and beginning their growth. A study of the consecutive sections shows that the ovaries are attached to the bases of a pair of septa at a point where these latter merge into the parenchyma of the ventral body-wall. In Pl. 12 Fig. 38 I reproduce a section passing through the insertion of an ovary. It will be seen that it does not differ in any important particular from the ovary of *M. cirriferum*.

While the ovaries of *M. belli* have taken up a lateral and ventral position nearly corresponding to the position of the testes in other species, the testes of this peculiar form are found in a position which recalls that of the ovaries of other species, viz. dorsal to the intestine and its main diverticula and in the middle of the body. The whole mass of the testes (*ts*) where it projects into the body-cavity is divided into three lobes by two dorso-ventral septa. The median mass is the largest and projects into that portion of the body-cavity which other investigators have called the »uterus«. In the testicular masses the minute cells may be observed in all stages of spermatogenesis. The extremely small mature spermatozoa pass

out into the body-cavity, where they may be detected among the maturing ova and still coiled up within small masses of a plasmatic substance (*sp*).

In one of the three specimens the testes are much reduced, and this leads me to infer that they may ultimately disappear completely when the last spermatogonia have developed into spermatozoa, and that a purely female phase may supervene in the life of *M. belli*. This inference gains in probability with the observations on the next species to be described. I deem it very probable that in an earlier stage the species may be protandric like *M. cirriferum*, *glabrum* etc.; at least there are no facts to stand in the way of such a supposition.

7. *M. cryptopodium* n. sp.

Of this species I have seen only a single specimen taken from a smooth pea-shaped calcareous cyst on the arm of a specimen of *Metacrinus interruptus*, Carp. The label was marked »Indian Museum, Calcutta«. The Myzostome was terra-cotta colored and 3.5 mm long. Lateral and dorsal views of the specimen are shown in Pl. 11 Figs. 35 and 36. Like *M. belli*, *M. cryptopodium* has the lateral portions of the body reflected dorsally, but this reflection is more complete, involving also the postero-lateral edges. The two edges which overlap dorsally have a few feeble rudiments of cirri anteriorly. I could find traces of only two pairs of suckers, corresponding to the third and fourth pairs of other species. The ventral surface is marked on either side (Fig. 35) by five deep furrows, the most anterior being the shortest, the most posterior the longest and deepest. Sections show that the small parapodia are concealed each at the bottom of one of these furrows.

A comparison of a cross-section (Fig. 37) through the middle of the body with the corresponding section of *M. belli* represented in Fig. 33 is very instructive. The posterior end of the retracted pharynx (*ph*) is shown where it protrudes into the cavity of the intestine. The intestinal ramifications (*int.r*) are more capacious and much less subdivided at their tips than in *M. belli*. The body-cavity (*coe*) into which the intestinal ramifications extend appears at first sight to be much more extensive, but this is due to the smaller number of ova which it contains. In the neighboring sections a few indistinct traces of testes were found in the same position as the testes of *M. belli*. The large and very distinct ovaries (*ov*) are ventral to the main

intestinal ramifications and are attached to the bases of the dorso-ventral septa, one on either side. Even under the low magnification with which the section was drawn, the cespitose arrangement of the oocytes and their accessory cells could be made out; under a higher magnification the ovarian nature of these structures was perfectly manifest.

I regard the specimen as presenting the female (hysterogynous) stage in the development of the reproductive organs subsequent to that observed in the three specimens of the closely allied *M. belli*. Further histological details could not be made out on account of the rather poor preservation of the specimen.

M. cryptopodium is allied to v. GRAFF's *M. pentacrini*, as will be seen by comparing my description and figures with v. GRAFF's description ('84 b, pag. 62—64) and figures (Pl. 11 Figs. 12—14). In *M. pentacrini* the parapodia are not concealed in pockets but project from the surface, although their bases »lie in shallow cavities«. »Suckers are entirely absent« in v. GRAFF's species and the margin of the body when unrolled »is covered with short cirri«. v. GRAFF also says that »the ramification of the intestinal coeca was very distinct; it is more abundant in this species than in any other« (cf. v. GRAFF's Pl. 12 Fig. 11). *M. cryptopodium* on the other hand has fewer terminal coeca than any species in which these organs have been described. Moreover *M. pentacrini* »is like the above mentioned species [*M. deformator*] hermaphrodite, but differs from the typical free-living forms, in that the male generative opening and testes are only developed on one side, on the other there are only small rudiments of them, and the space generally occupied by these organs is filled with the highly-developed ovarian follicles«. The length of *M. pentacrini* is only 1.7 mm.

The cyst formed by v. GRAFF's species is also very different from that of *M. cryptopodium*. The cyst of the latter species is large and globular like that of *M. tenuispinum* (vide v. GRAFF's Pl. 13 Fig. 14) and contains only a single Myzostome. *M. pentacrini* »does not produce real cysts upon the arms of its host, but only swellings which gradually disappear«. Two to three individuals may inhabit one cyst, but when this is the case they are separated from one another by partitions.

8. *M. eremita* n. sp.

Three very poorly preserved specimens of this species were examined. They were taken from galls on a Challenger specimen of *Metacrinus moseleyi*, Carp. The original label alludes to Pl. 44 Fig. 1 of CARPENTER's work on the Crinoids of the Challenger Expedition and gives »Station 214« (south of the Philippines) as the locality. Each cyst is a slight thickening and resembles somewhat the cyst of *M. pentacrini*. It implicates only 3 or 4 joints of the arm and the basal segments of the adjacent pinnules as in that species. The irregular opening of the cyst is sharply defined and the outer surfaces of the affected joints are irregularly granulated. Each cyst contains but a single Myzostome which is of a drab color. One of the somewhat distorted specimens is shown from the dorsal and ventral side in Pl. 12 Figs. 39 and 40. These figures show that the dorsal reflection of the edges of the body is far from being as pronounced as in other cysticolous species. The cirri are small or wanting, except in the vicinity of the pharynx. On the ventral surface the small pointed parapodia are distinctly seen. I could find no indications of penes or suckers.

The preservation of the specimens was so bad that I could do very little with the sections.

Specimen No. 1, measured 0.75 mm. In it I could detect traces of the testes, but there were no ova in the body-cavity.

Specimen No. 2, measured 1 mm. A few distinct but very young ova were found in the body-cavity; also a few masses of spermatogonia in karyokinesis.

Specimen No. 3, measured 1.25 mm. There were a few young ova in the body-cavity, but no traces of testes could be found.

All these specimens were evidently young and this is also indicated by the small size of the cysts and possibly also by the feeble reflection of the edges of the body. The intestinal ramifications were few in number. A pair of nephridia could be traced out, as in all the other species which I have examined.

The meager and unsatisfactory data here recorded acquire significance only from a comparison with the next species to be described, *M. pulvinar*. I believe that the three specimens of *M. eremita* which I have seen very probably represent three successive stages in the transition from the male to the female phase.

There is a remote possibility that the species here described from such poor specimens may belong to one of v. GRAFF's species. The young individuals of the cysticolous species differ so widely from the adults that it is impossible to refer it to any of the described species; nor is *Metacrinus moseleyi* recorded among the hosts of the species described by v. GRAFF.

9. *M. pulvinar*, v. Graff.

v. GRAFF (84a, 84b, pag. 41—42) first described this remarkable species from a single specimen »found upon the peristome of *Antedon phalangium* Müll., dredged in the Minch from 60—80 fathoms, Aug. 14, 1869 by H. M. S. ‚Porcupine'«. The specimen was 2.7 mm long and 3.2 mm broad. In the main v. GRAFF's description is correct, although one of the figures, representing the dorsal aspect of the Myzostome (Pl. 3 Fig. 21) shows that the specimen was distorted. This distortion is not perceptible from the ventral side (Fig. 22). v. GRAFF considered the species to be allied to *M. radiatum* — a relationship which I believe must now be considered very doubtful.

A very considerable advance in our knowledge of the structure and habits of this species has been made by PROUHO. Besides calling attention to the existence of rudimental suckers in *M. pulvinar* — organs which v. GRAFF failed to discover — he has shown that the animal does not live upon the peristome of *A. phalangium*, but that it is entoparasitic[1]. He says ('92, pag. 847): »il habite le tube digestif de son hôte, dans lequel il est enfoncé assez profondément pour être invisible de l'extérieur. Le Myzostome occupe la presque totalité de la première partie du tube digestif de la comatule (oesophage et sac stomacal) et est situé de telle sorte que son extrémité antérieure est tournée vers le pôle aboral. Il s'appuie par sa face ventrale, fortement convexe et portant les dix parapodes, sur l'épithélium digestif de la comatule, tandis que sa face dorsale concave, regardant l'orifice buccal de cette dernière, forme une gouttière qui donne passage aux courants alimentaires, courants qui nourissent à la fois l'hôte et son parasite. La disposition en gouttière de la face dorsale du *Myzostoma pulvinar* explique comment celui-ci, malgré

[1] BEARD ('94, p. 403) speaks of this as »one of the encysted species«. This is an instance of the care with which he has read PROUHO's paper and my own preliminary note ('94, p. 181).

ses dimensions considérables, n'obstrue pas complètement le tube digestif de la comatule.«

v. Graff says nothing about the sex of the specimen which he examined. Prouho however distinctly affirms that *M. pulvinar* is dioecious, with a »dimorphisme sexuel bien accentué«. The specimen which v. Graff described corresponds to the female of Prouho. The male is thus described by the French author: »Le mâle ne mesure que 1 mm de longueur sur 0.8 mm de largeur; il est accroché aux téguments de la femelle sur laquelle il peut se déplacer assez rapidement. Il est aplati, elliptique, rappelant par sa forme les Myzostomes libres. Son tube digestif n'est pas ramifié, mais montre, de chaque côté, les amorces des trois ramifications que presentent tous les autres Myzostomes; sa bouche, située tout près du bord marginal, est ventrale. Il possède deux testicules, un de chaque côté du tube digestif, munis chacun d'un canal déférent débouchant sur la face ventrale.«

Prouho's remarks show unmistakably that *M. pulvinar* closely resembles some of the cysticolous species described by v. Graff (*M. cysticolum*, *tenuispinum*, *willemoesii*, etc.) in presenting large female and small male individuals.

My own observations on this species are based on some 30 specimens taken in the Bay of Sorrento. About half of these would correspond to Prouho's males, the remainder to his females. The living females are of a beautiful coral red color, sometimes inclining to yellowish; the males are white and somewhat translucent. I have been able to confirm Prouho's notes on the habits of this species in every particular. I have, however, frequently seen the scoop-shaped posterior end of the female Myzostome protruding from the Crinoid's mouth like a little red tongue.

The female specimens which came under my notice measured 2.75—3.5 mm in length and 3.75—4.5 mm in breadth. One of these specimens is represented in dorsal and ventral view in Pl. 12 Figs. 41 and 42. Fig. 41 shows two males (*juv*) attached near the cloacal orifice (*an*), which is situated on the dorsal surface, and another on the postero-lateral edge of the body. These males when magnified (Fig. 43; ventral view) appear like typical Myzostomes of another species. They measure 0.5—0.85 mm. In most cases only a single male is borne by a female.

The association of these Myzostomes in pairs at once recalls the similar conditions in *M. glabrum* and *M. alatum*, and although the two

individuals thus associated are very dissimilar in the entoparasitic species, it occurred to me that they might nevertheless be different developmental stages of the same species. This opinion was advanced in my preliminary paper ('94). I have since obtained sections which leave no doubt as to the correctness of my contention. This will appear from a consideration of the following stages.

Stage 1. 0.5—0.8 mm long. Individuals in this stage have the appearance of Pl. 12 Fig. 43. They are found on the dorsal or lateral surfaces — usually the former — of the tongue-like caudal end or hiding under the reflected lateral and anterior edges of the large specimens. They are not so firmly attached as the young of *M. glabrum* but are capable of shifting their position quite rapidly, as PROUHO has observed, on the densely ciliated integument of the subjacent Myzostome. In transverse sections (Fig. 46) passing through the middle of the body, there is no difficulty in distinguishing the intestine (*int*) which is perfectly straight and without ramifications as yet, a small unbranched body-cavity (*coe*) corresponding to the future »uterus«, well-developed parapodia provided with powerful hooks (*st*), and a cylindrical ganglionic mass (*nv*) lying beneath the intestine. Embedded in the parenchyma on either side of the body is a large solid mass of testicular follicles (*ts*) closely resembling those of the socalled male of the cysticolous *M. murrayi* (cf. v. GRAFF 84b, Pl. 15 Fig. 11*t*). In more advanced individuals of this stage the small cells of these follicles are seen to be in active karyokinesis. Each testicle has a very short efferent duct opening on the surface. The penis, if present at all, must be exceedingly small. Masses of very minute spermatozoa embedded in a plasmatic substance are often seen protruding from the male openings as indicated in the figure. The plasmatic substance probably dissolves away in the water, as has been observed in other species, and sets the wriggling spermatozoa free. In this stage no traces of ovaries were to be found, and the individuals are really males, although it is probable that some of the peritoneal cells forming the walls of the uterus are already set apart as young oogonia. This point I have not as yet been able to determine satisfactorily.

Stage 2. 0.8—0.825 mm long. I have found only two specimens of this stage among my limited amount of material, but they are of the utmost importance.

The younger specimen (Fig. 47) measuring 0.825 mm in length has essentially the same outline in cross-section as the specimen

represented in Fig. 46. The ventral surface is quite flat, the dorsal convex, at least towards the margins. The section Fig. 47 does not quite pass through the middle of the body. At one side just above the intestine, which is only beginning to send out diverticula (*int.r*), a small mass of cells (*ov*) represents the first visible anlage of one of the ovaries. I admit that my interpretation of this organ may be open to some doubt, although the fact that it appears on one side of the body first is really no serious objection.

In the other specimen, however, which, though older than the one just described, is nevertheless somewhat shorter (0.8 mm), the conditions are too clear to admit of misinterpretation. The most valuable section through this specimen is represented in Fig. 48. The contour of the section should be noted and compared with the contour of Fig. 47: it shows the beginning of a depression in the mid-dorsal line and an incipient reflection of the lateral edges of the body. The testes (*ts*), which are relatively smaller and more compact than in the preceding stage (Fig. 46), are evidently on the way to disappearing. Over the intestine, which shows the first traces of an evagination on either side, the »uterus« is distinctly seen. It is double in this region, but in sections further towards the posterior end of the body the two cavities fuse to form a single unpaired lumen. The two cavities in the figure are nearly filled with a mass of cells (*ov*) which under a higher power (Fig. 49) leave no doubt, whatever, as to their ovarial nature. The oocytes (or oogonia) are large and clear and stand out in strong contrast to the small deeply staining accessory cells which lie between and among them. The general tufted, or cespitose arrangement of the cells is like that in the ovaries of *M. cirriferum* and *belli*. At the periphery of the organs, especially on one side, young clusters of oocytes with adhering accessory cells are breaking away from the ovarial mass and falling into the cavity of the uterus.

This stage of *M. pulvinar* would correspond, so far as the female reproductive organs are concerned, to stages 4 or 5 of *M. cirriferum*, but the male organs of the entoparasitic species are in a stage which would probably lie between stages 9 and 10 of *M. cirriferum*.

Stage 3. 1.7 mm long. This stage I have not seen, but Prouho was fortunate enough to find a specimen which must belong here. He describes it very briefly: »Les deux sexes doivent s'associer de très bonne heure, car j'ai observé une jeune femelle de 1.7 mm

de longueur qui portait sur son dos un mâle de 0.7 mm. Cet individu femelle ne présentait encore aucune trace d'ovaires mais avait déjà la forme caractéristique de l'adulte.« This observation is valuable, because it indicates the size of the animal when it attains its peculiar adult shape. The ovaries were undoubtedly present, but were overlooked by PROUHO. The oocytes were probably migrating to their points of attachment in the ramifications of the »uterus« (body-cavity), but had not yet grown to a sufficient size to attract PROUHO's attention. The testes had probably completely disappeared.

Stage 4. 2.75—3.5 mm long. Individuals of this length have the appearance of Pl. 12 Figs. 41 and 42 and in turn bear individuals which are in stages 1 and 2. Sections show that the testes have completely disappeared, so completely that I have found it impossible to discover in the parenchyma any traces of their former location. The intestine (*int*) sends out on either side three thin main branches (not cut in the section figured) which terminate in small diverticula in the upturned lateral portions of the body. The intestinal ramifications are accompanied and enveloped by corresponding ramifications of the coelom (*coe*) (»uterus«, body-cavity).

The two ovaries (*ov*), though much more massive than in stage 2, still retain their primitive position and may still be separated by a median vertical septum as in the younger stage (Fig. 48). Their position is in strong contrast to that of the ovaries of *M. belli* and *cryptopodium*. The ramifications of the body-cavity contain many ova in all stages of growth, the younger ones being attached to its peritoneal lining, the older ones floating freely in its lumen. In Myzostomes older than the one from which Fig. 44 was drawn, the mature ova fill the »uterus« and its six main branches. The cytoplasm of the mature ova has the same vesicular appearance as in *M. belli*. A considerably magnified ovary of one of the specimens in this stage is shown in Fig. 45. It is split up into irregular lobes, but still shows distinctly the intermingled pale oocytes and deeply staining accessory cells.

This fourth and last phase of *M. pulvinar* is purely female and corresponds to the final phases of *M. cryptopodium*, *cirriferum* and *glabrum*. Further comparison of *M. pulvinar* with these and other species will be undertaken in the general part of this paper.

10. The Parasites of Myzostoma.

The species of *Myzostoma*, though themselves parasitic, are infested in turn with parasites. In NANSEN's fine paper ('85, pag. 63 Pl. 8 Fig. 25) there is a brief account of a tape-worm *Cysticercus* which he discovered in the alimentary tract of *M. graffi*; to this parasite he gives the name *Taenia myzostoma*. I have not happened on this or any other Taeniae, in looking over my sections, but I have found two new parasites, an *Amoeba* and a species of *Distoma*, both of which may be briefly described.

Amoeba myzostomatis n. sp.

Under this name I would describe, at least provisionally, a peculiar amoeba-like form — possibly the young of some Gregarine — which occurred in great numbers in the body-cavity of a large *M. glabrum*, the sections of which were stained with iron-haematoxylin and Orange G. The body-cavity was distended with young and nearly full-grown ova. Among these — five of which I reproduce in Pl. 12 Figs. 52—55 — occurred the amoeboid organisms. In most cases the uniformly staining and rather shrunken body of the parasite was produced into a long fine point which had penetrated the cytoplasm of an ovum. In a few instances a single *Amoeba* had two points, each entering the body of an adjacent ovum (Fig. 54). The cytoplasm of the ova thus attacked contained large granules which took up the haematoxylin with avidity. These granules were larger and more numerous than those which occur in normal ova of about the same stage (cf. Pl. 10 Fig. 23). A region of the cytoplasm immediately surrounding the point of the *Amoeba* was free from these granules, of the same orange stain as the parasite and exhibited a peculiar radiation, not unlike the radiation of an astrosphere at the pole of a karyokinetic spindle (Fig. 52 and 54). The point did not completely fill out the indentation which it had made in the cytoplasm of the ovum. This is seen in Fig. 55 where both puncture and point are cut transversely. This condition is very probably due to a shrinkage in the protoplasm of the *Amoeba* occasioned by a loss of water during preservation.

Occasionally Amoebae were found which were not in the act of puncturing the ova. Two of these which appear as rounded masses of protoplasm are represented in Fig. 56 (*am*). Each contained, be-

sides a number of deeply staining irregular granules, a pale round body, which I hesitate to interpret as a nucleus although it is certainly remarkable that no other structure comparable to a nucleus could be found in these amoeboid organisms when they had been treated with such an excellent nuclear stain as HEIDENHAIN'S iron-haematoxylin.

Distoma myzostomatis n. sp.

From 1 to 5 of these parasites were found in each of the sectioned specimens of *M. platypus*. They usually occurred in the parenchyma of the wall of the pharynx near its anterior end and were all without exception young specimens. Two of these parasites which happened to be sectioned in a favorable plane are shown in Pl. 12 Fig. 51. The upper parasite in the figure is cut sagittally, the lower horizontally. The two suckers (*ac.o* and *ac.v*) and the pharynx (*ph*) lying between them are distinctly seen. The region between the two suckers is encircled with a girdle of dark pigment (*pg*) which was constant in all the specimens. It invades the deeper tissues of the body as shown in the upper parasite. It was also possible to detect rudiments of the reproductive organs (?*gd*) and of the excretory system (*neph*). In some cases a small piece of the pharyngeal parenchyma of the host had been drawn into the median sucker of the Distome, as shown in the upper parasite of Fig. 51 (*q*).

These data are, of course, too brief to be of any service in determining the life history of this Distome, which must be an interesting one, living as it does in the tissues of a host which in turn lives in the tissues of a second host, a singular case of emboîtement, or scatulation — a Trematode within a Myzostome, a Myzostome within a Crinoid.

Part II. General Considerations.

a. Historical and Critical.

In the minds of the older authors, LOVÉN ('42), SCHULTZE ('54), O. SCHMIDT ('57), and SEMPER ('57) there was no doubt concerning the sex of the Myzostomidae. The common European species, in those days the only species known, were at once set down as hermaphrodites — an inference which was, of course, perfectly justified by the observation that both ova and spermatozoa were formed in the same individual.

A modification of this early view was introduced by v. Willemoes-Suhm ('75) in a letter to v. Siebold from the Challenger Expedition. In this letter he announces the discovery of encysted Myzostomes. In each cyst, or gall were found »stets zwei Myzostomen[1], ein großes Individuum, das viel dicker ist als irgend welche, die ich früher frei auf den Armen des Seesternes fand, und ein kleines, das etwa nur ein Fünftel des vorigen misst, ganz dünn und platt. Das ist Alles, was ich bis jetzt als sicher annehmen kann, da ich die dickeren Exemplare noch nicht genauer untersucht habe. Es liegt aber sehr nahe, an die sogenannten Männchen und Weibchen von *Distoma Okenii* in den Kiemenhöhlen von *Brama Rayi* zu denken und anzunehmen, dass auch hier das eine Thier sich namentlich für die männliche, das andere für die weibliche Thätigkeit entwickelt, jedenfalls ist es interessant zu sehen, dass *Myzostomum* sich ganz wie gewisse Trematoden (*Monostomum faba*, *Distomum ferox* etc.) paarweise encystiren kann, ein Fall, der bei den Myzostomen an den europäischen Küsten bisher meist beobachtet worden zu sein scheint«. This interesting observation was, so far as the sexual relation of the two encysted Myzostomes was concerned, only a shrewd guess, since v. Willemoes-Suhm, according to his own statement, had not been able to study the internal anatomy of his specimens.

A few years later v. Graff ('77) in his monograph of the genus accepted the view of the older authors and gave a very good account of the reproductive organs. Like some of his predecessors he observed small individuals of *M. glabrum* attached to the anterior dorsal region of the larger ones, and he correctly interpreted the former as the young of the latter.

The unusual position of the young individuals was supposed to be due to a desire on their part to get as near as possible to the food current passing into the mouth of the Crinoid. They were supposed to attach themselves to the disc of the Crinoid on reaching a certain size. v. Graff did not study the sex of the young individuals.

In another paper ('83) v. Graff gave the first account of the sexual phases in cysticolous forms (*M. cysticolum*, *inflator* and *Murrayi*), and in a somewhat later contribution ('84b), describing the fine series of specimens obtained by the Challenger Expedition, he gives a

[1] This species was afterwards described by v. Graff as *M. tenuispinum* ('84b, pagg. 68—70).

fuller account of these same species and adds several others. In all some ten gall-producing species were described. The sex is mentioned in seven of these. Two of them (*M. pentacrini* and *deformator*) are hermaphrodites and appear to agree with the free-living species except in the unilateral development of the testes. In one species (*M. cysticolum*) v. GRAFF found two individuals, one large and the other very small, inhabiting a single cyst. In the small specimen only male organs were seen; in the large one he found female organs with vestiges of testes. In four other cysticolous species (*M. tenuispinum*, *willemoesii*, *inflator*, *murrayi*) there were also two individuals in each cyst, a large and a small one. Only male organs were found in the former and only female organs in the latter. v. GRAFF therefore regarded these as dioecious species, but his mind seems hardly to have been definitely made up on this subject, as shown by the following remark ('84b, pag. 11—12): »More abundant materials are required before the question about the life-history of the Myzostomida cysticola can be definitely answered, but my investigations permit me to state that the following is in all probability correct.

The male and female being found associated in a common cyst and increasing in size with the growth of the cyst, shows that they perforate the arm-joints or pinnules of their host together. The growth of the cyst is of course caused by the presence of the parasite; the female deposits her eggs within the cyst, and the young embryos, after they have abandoned the cyst and lost their ciliated coat, associate together in pairs, and bore their way through the arm-joints. In both the sexual development begins with the appearance of testes (cf. *M. brevicirrum*), but in the female the testes degenerate and disappear entirely, or leave but a minute rudiment (*M. cysticolum*) when the ovaries make their appearance in addition[1].«

[1] v. GRAFF's supposition that the young Myzostomes associate in pairs and together take part in forming a gall seems to me hardly plausible. Judging from my observations on *M. glabrum* and *pulvinar*, both of which show a distinct tendency to occur in pairs, each consisting of a senior and junior individual, I believe that, in the case of the cysticolous species, the gall must be formed by a single individual, and that later a young Myzostome when it abandons its pelagic trochophore stage must enter through the aperture of the gall and settle down to a quiet life with the senior individual. The latter probably dies at the end of its female stage and, undergoing decomposition, may perhaps serve as food for its still vigorous junior partner. This one in turn may thereupon become the senior partner of another young Myzostome, and so on. According

The *M. brevicirrum* alluded to in this passage is a free-living species of which v. Graff says in another place ('84b, pag. 43): »Since in individuals of 0.24 mm diameter the vasa deferentia and the seminal vesicles are filled with spermatozoa, whereas the eggs are but little developed, it may be concluded that the male apparatus is earlier developed than the female.«

These two passages taken together with v. Graff's earlier observations on the young of *M. glabrum* show how closely he came to the true interpretation of the hermaphroditism of the Myzostomidae. It is indeed strange that he failed to detect the red thread of protandry which might have been conceived to explain the apparently very heterogeneous sexual conditions of the group.

In the same year as v. Graff's final observations on the Cysticola, appeared Beard's dissertation on the life-history and development of *Myzostoma* ('84). So far as the sexual phases are concerned, Beard's observations are confined to a single species, *M. glabrum.* The small individuals on the larger ones were observed, but Beard says of them (pag. 569): »they are not young ones but fully developed males, usually with numerous fully developed and functional spermatozoa. In fact *M. glabrum* is not as all previous observers, including the latest Prof. Graff, have considered, a simple hermaphrodite, but is hermaphrodite with fully developed and highly organized males.« In these small individuals, which he calls »complemental males«, Beard found a »total absence of all trace of female organs«. It is in vain that we search this paper for the feeblest fact to prove that these males are »fully developed«, that they do not grow beyond the stage in which Beard found them. A deceptive argument from analogy with the Cirripedia takes the place of fact, and we are brought at the end of the paper by a kind of hocus pocus, not uncommon in morphological writings, to the far-reaching conclusion that hermaphroditism in general is derived from gonochorism and not vice versâ as most authors maintain. In Beard's paper the cysticolous *Myzostoma inflator* and *M. murrayi* are confidently put down as »perfectly unisexual«, an expression which should be compared with

---

to this view all the cysticolous Myzostomes of a given species would not be cyst-producing but only those which, instead of entering the orifice of a preformed gall in their juvenile stage, happen to settle between the arm-joints or contrive to work their way into the calcareous skeleton of the Crinoid.

v. Graff's rather guarded remarks on these species in the paper to which Beard evidently refers ('84 a).

Beard's interpretation of the small individuals as »complemental males« was accepted by Nansen ('85), who succeeded in finding them also in the three species which he studied. Nansen, however, dissents from Beard's general conclusion regarding the origin of hermaphroditism in the Metazoa.

In a short paper of recent date ('92) Prouho undertook to show that the small individuals attached to the large hermaphrodite specimens of *M. alatum* are really young hermaphrodites in which the female organs have not yet developed, and he goes on to say: »Je n'ai pas encore la preuve que les mâles complémentaires du *M. glabrum* acquièrent, eux aussi, des ovaires, mais ce que j'ai observé chez le *M. alatum* me porte à le croire.« From his observations on *M. pulvinar* he concluded that this species is dioecious. He tabulates the Mediterranean species of *Myzostoma* thus:

»Type hermaphrodite . . . . . *M. cirriferum*
» » protérandre . . . . . *M. alatum*
» » avec mâle complémentaire (?) *M. glabrum*
» dioïque avec mâle pygmé . . . . . *M. pulvinar*«.

Such startling sexual variations occurring within the limits of a single genus can lead to only one of two reflexions: either we must have here a very unusual instability of sex, or there must be something radically wrong about the accepted accounts of Myzostome anatomy. Most authors have tacitly accepted the former alternative and have placed too implicit confidence in their interpretation of the reproductive organs. A more careful study of these organs, especially of the female organs, puts the whole question in a different light. All preceding authors have been led astray by regarding the general peritoneal epithelium or general parenchyma as giving rise to the ova, whereas these elements are produced only by a very restricted portion of the peritoneal epithelium, which may be readily compared with the ovaries of Annelids, Vertebrates, etc. Even recent authors like Beard and Prouho would probably agree with Braun who, in a resumé of the work done on Myzostomes up to 1888, defines the ovaries thus (pag. 213): »Die Ovarien stellen 7—8 Paar verästelte, zwischen den Darmblindsäckchen und Hoden gelegene Schläuche dar, die sich manchmal bis zum Scheibenrand erstrecken und alle seitlich an einem gemeinschaftlichen, median verlaufenden, weiten Canal ansitzen, dem Uterus.« The true condition of affairs must have been

suspected by Lang who writes in his text book ('88) concerning the reproductive organs of Myzostomes (pag. 265): »Bei den geschlechtsreifen Thieren erfüllen zahlreiche Eizellen haufenweise das Parenchym zwischen den Darmästen, vorwiegend auf der Rückenseite. Diese Eimassen werden als Ovarien gedeutet. Es ist aber möglich, dass sie nur aus den von den wirklichen Eierstöcken gelieferten Eiern bestehen. Die Herkunft und Bildungsstätte der Eier ist wenigstens noch nicht sicher erkannt[1].«

My attention was attracted to the ovaries while studying the oogenesis of *M. glabrum*. Starting out with the view of preceding authors I sought for the earliest stages of the ova in the peritoneal epithelium lining the body-cavity, but I failed completely to find any traces of proliferation or of karyokinetic figures in the cells of this layer — a failure which was all the more striking, because I had sectioned many young Myzostomes in which the ova were evidently rapidly increasing in number. It was during this search that I happened to find the two peculiar deeply staining masses of minute cells on either side of the intestine near the center of the body. These masses proved to be a pair of organs which Nansen ('85) alone of all previous observers had noticed. The Norwegian zoologist saw a single pair of these structures in *M. giganteum* and two pairs in *M. graffi* »on the dorsal side of the stomach«. He goes on to say that »these organs are situated in more or less open branches issuing from the uterus and consist of crowds of small cells with dark staining nuclei and nucleoli. I have found ova close to these organs. I consider these organs to be traces of the primordial ovaries which have, however, degenerated, the epithelium of the body-cavity acquiring the function of producing ova.«

Nansen found these organs also in the »complemental males« of *M. giganteum*, *gigas* and *carpenteri*. This, he thinks, is no objection to their being rudimental ovaries, since in these cases they lie in evaginations of what is obviously the rudimental uterus. The occurrence of these two rudiments is interpreted as a remnant of a former hermaphrodite condition. Nansen believes that he has seen egg-cells among the small cells of these organs, of which he gives no very accurate cytological description, but which he nevertheless represents correctly as they appear under a low power in his plates

[1] The spacing is my own.

(Tab. 2 Figs. 6, 15 and Tab. 9 Fig. 23). In the description of the figures they are called »problematic organs«, and there are many indications both in the Danish and English text to show that he was far from having reached a definite conclusion respecting the structure and function of these organs.

Sections of well preserved specimens of *M. glabrum* convinced me that NANSEN's »problematic organs« were in no respect rudimental, and the identity of the triplet-cells, of which the organs consist, with the youngest stages of the ova in the body-cavity soon led to their interpretation as the only true ovaries of the Myzostome; a conclusion fully borne out by a subsequent study of their origin from local proliferations of the peritoneal epithelium and the not uncommon occurrence of karyokinetic figures in their cells (proliferating oogonia).

In 1895 I published a brief preliminary account of my work on the Mediterranean species and showed how the discovery of the true ovaries supplied the very point needed to reduce the apparently complicated and heterogeneous relations of the sexes to a condition of hermaphroditism uniform throughout the Myzostome group but with a varying prominence of the protandric and hysterogynous stages. Although I had made no observations on the cysticolous species I ventured to extend my conclusions to these forms, since the sexual phases of the entoparasitic species *M. pulvinar*, which agrees closely with the extreme Cysticola, seemed to be capable of the same interpretation as those of the free-living species. That this extension was sufficiently justified, is proved by the observations on *M. pulvinar* recorded in the first part of this paper.

Without waiting for my final account of the sexual phases of the Myzostomes, BEARD ('94) has assailed my position with great confidence -- reiterating his unshaken faith in the »complemental male« hypothesis which he advanced a decade ago. He adds a few observations made since his dissertation was published.

In order that this ghost of a »complemental male« which has disturbed the whole subject of the sexual conditions in the Myzostomes, may at last be definitely laid, I would add to the observations contained in the first part of this paper the following considerations which, I believe, will do away with all the objections so studiously brought forward against my views.

1) BEARD's observations on the sexual phases are confined to a single species (*M. glabrum*). He seems not to have taken the trouble to

examine different stages of the more typical and commoner *M. cirriferum*, and although I showed in my preliminary note that this species is protandric and furnishes the clue to the sexual conditions in the other free-living forms, he does not once allude to these observations. Why should this species, which is undoubtedly protandric, be quietly ignored in a discussion which has for its first object to determine whether the hermaphroditism of Myzostomes is or is not protandric?

2) I should like to know where BEARD has ever shown that his so-called complemental males do not grow beyond the stage in which he found them. Certainly a few months' sojourn at Naples is quite inadequate to show any such thing for a slowly growing form like *M. glabrum*, and since »complemental males« are of such very rare occurrence in the animal kingdom, the burden of proof must lie with him who denies that the small individuals ultimately develop into the large hermaphrodite and female specimens. This demonstration might be dispensed with only if it could be shown that the organization of the complemental male differed to such an extent from that of the larger hermaphrodite that the latter could not be supposed to pass through a stage like the former. And even in this case, those who are acquainted with the possibilities of growth and metamorphosis would hardly rest satisfied with mere assertion.

3) As a matter of fact, there is absolutely nothing in the organization of the so-called complemental male which prevents it from being a stage through which the large hermaphrodite might pass. Indeed, we must assume that it is very similar, if not identical, with a stage through which the hermaphrodite must pass. It is a fact, easy of observation, that in the embryos and young of the Metazoa in general the nervous system is relatively more voluminous than in the adult. This we find to be the case with the nervous system in the so-called complemental males of *M. glabrum* when compared with the nervous system of the large hermaphrodites[1]. It is also easy to observe that within this series of different-sized individuals which would be regarded by BEARD as complemental males, the body-cavity (»uterus«) and intestine pass from simple median tubes to ramified structures, thus leading by gradual steps to the earliest conditions of these organs in the hermaphrodites.

[1] BEARD appears to have observed this, although the truth of his remark ('85, pag. 570) that »in the males the nervous system seems to be richer in ganglion cells than in the hermaphrodite« may well be doubted.

The same holds good also of the »lateral oviducts« of NANSEN, or nephridia, as I prefer to call them. It may be confidently put down as a fact that all the characters in which the so-called complemental males of *M. glabrum* and allied species differ from the hermaphrodites are simply the characters of younger individuals and not by any means necessarily or even probably those of another sex.

4) One of BEARD's main objections is a curious bit of reasoning. At pag. 401 he says: »WHEELER is in error in his supposition that all the youngest specimens on the disc are larger than those seated on hermaphrodites. It is quite easy to find individuals on the disc of *Antedon* as small and smaller than the supposed males, and a comparison of the two, i. e. of very small hermaphrodites from the disc and of males from the backs of hermaphrodites has supplied evidence strongly supporting my former conclusions.«

For the purposes of comparison a series of males were taken and sectioned and a corresponding set of what were presumably young hermaphrodites from the disc were treated in the same way, the size of the individual being estimated by the number of sections of a given thickness ($^1/_{113}$ mm). BEARD sectioned 8 males which »yielded 66, 70, 78, 79, 90, 97, 128 and 151 sections respectively, while the 12 hermaphrodites furnished 93, 94, 97, 97, 100, 112, 138, 138, 140, 152, 160 and 168 sections«.

And this is »evidence« that the males cannot be merely young hermaphrodites! Two perfectly patent errors in this »evidence« — an error in method and one in common sense — seem not to have revealed themselves to BEARD. In the first place, does BEARD imagine that during the fixing and embedding process all Myzostomes retain exactly the same size which they had in life, or contract in such a uniform manner as to make the counting of sections a reliable method of measurement? Is he quite sure that he has overlooked no young ova in the body-cavity of the »males« from 97—151 sections in length? And then, in the second place, even granting that the two series may overlap — and I do this willingly, being quite at a loss to know where I ever »supposed« that »all the youngest specimens on the disc are larger than those seated on the hermaphrodites« — what has this overlapping to do with the question at issue? Obviously nothing at all, unless BEARD wishes to maintain the absurdity that all the individuals of a given species of animal at the moment of reaching sexual maturity are convertible into exactly the same number of microtome sections of $^1/_{113}$ mm in thickness! The morpho-

logist may well deserve the blame — not to say contempt — of those who deal with the wide and fundamental questions of variation when he has to resort to such assumptions as this »to bolster up an argument which is otherwise untenable«.

5) It is interesting to note that BEARD has spent no time looking for those hermaphrodites which have fewer than 93 sections, and still such must exist if his hypothesis is to be accepted. Where are they? BEARD has taken the pains at pag. 402 to draw up a table to show that the hermaphrodites of *M. glabrum* are far more abundant than the males. If this is the case — and again I do not doubt the fact — we should expect to find at least as many hermaphrodites as males among the stages of 66—93 sections. But no one has ever seen hermaphrodites of this size, and the reason is very simple: the hermaphrodites of this size are in the protandric stage!

BEARD claims that the »complemental males«, if really only young hermaphrodites, »ought to be more abundant than is actually the case«. I cannot see how this must follow. The life of the functional hermaphrodite is in all probability much longer than that of the protandric stage. Hence, other conditions being equal, the number of surviving hermaphrodites at any given time must be greater than the number of protandric young. This numerical ratio of adults to young even in the breeding season undoubtedly obtains in many animals which produce but few young or when, as in parasites like the Myzostomes, the chances of the survival of the young beyond the earliest stages are comparatively small.

6) BEARD records the following observation, which agrees with PROUHO's observation on *M. alatum* (see pag. 243). He says (pag. 402): »Sometimes a small form was found seated on the side wall, instead of on the back of a large hermaphrodite, and such specimens, which thus did not occupy the normal position of a male, invariably turned out to be hermaphrodite.« Considered carefully this observation tells against BEARD's hypothesis, for what are these young hermaphrodites doing on the old ones? Certainly the same cause which induces the so-called males to attach themselves to the large specimens will explain the presence of the young hermaphrodites in a similar situation[1]. Hence there is not even a difference in at-

[1] I cannot attach any importance to the difference between the side and the »normal« position of the small individuals, since these can shift their positions at will.

tachment left between the young hermaphrodites and BEARD's complemental males.

v. GRAFF believed the attachment of the young Myzostomes to the outer or dorsal region of the larger specimens to be due to a desire to get as near as possible to the food current entering the Crinoid's mouth. This view was rejected by BEARD on what appear to me to be very insufficient grounds. While I accept v. GRAFF's view as probably correct, I believe that there are also other causes which induce the young to settle on the backs of the old specimens. I deem it very probable that the young, when they give up their pelagic life, may find it difficult to insert their small and weak parapodial hooks into the tough skin of the Crinoid's disc and consequently choose the softer dorsal integument of the older Myzostomes. Furthermore it is not improbable that the rapid current-producing movement of the cilia covering the backs of the old hermaphrodites may favor the respiratory and nutritive conditions in the young individuals.

7) BEARD's remarks about the organs which I have called the ovaries (NANSEN's »problematic organs«) resolve themselves into so many purely gratuitous assertions, and they show very clearly that he has never studied these organs at all carefully. At page 402 (foot note) he says of them: »these may quite possibly be rudimentary or ‚accessory' testes in the male«. Why it should be necessary to invoke even the possibility of their being »accessory« testes is far from apparent, except for the purpose of throwing doubt on my interpretation. And here I would dispose of the notion of their being rudimental organs, a view which BEARD evidently appropriated from NANSEN, and found very useful in conducting his argument. The only grounds that can be brought forward to indicate a »rudimental« or »vestigial« character are the relatively small size of the organs and of their component cells. Their small size is no proof that they are not ovaries, as a comparison with the Oligochaeta shows. As well might we regard as rudimental the two small bodies which occur in but one segment of the earthworm, and the ovarian nature of which has never been doubted, owing to the fact that the ova do not leave these organs till they are large enough to be recognized as ova[1]. If they broke away from the ovary in a younger stage

[1] Miss KATHARINE FOOT has kindly sent me some specimens of earthworm ovaries with measurements of the worms from which they were taken.

these bodies would probably have long been regarded as problematic or rudimental. For have not the true testes of the Oligochaeta been similarly overlooked and this term repeatedly and even recently applied to the vesiculae seminales?

Moreover, as I have shown, the ovaries develop and grow till the Myzostome has reached its full size and thenceforth show no signs of the diminution commonly seen in rudimental or vestigial structures.

The small size of the cells cannot be taken as an indication of a rudimental condition of the organ, since nearly all the tissues of the Myzostome consist of very small cells. The karyokinetic figures so often found in the ovarian cells long after they have disappeared from the other tissues and in relatively late stages of the animal's growth, flatly contradict NANSEN's and BEARD's supposition.

Then, too, BEARD must know that it is always more difficult to prove that an organ does not than that it does function. In this case also the burden of proof lies with him who denies.

In his haste to point out that my interpretation is inadequate BEARD appears to have lost sight of the fact that he has never yet shown that the general peritoneal epithelium of *Myzostoma* may give rise to ova; and that in the absence of figures his assertions could not pretend to any greater weight than those which I advanced in my preliminary paper.

8) BEARD makes the statement (pag. 403): »Many of the extreme cysticolous forms have been shown to be dioecious.« Where has this been shown? Certainly v. GRAFF, who has given us almost the only observations which we possess on the Cysticola has never »shown« this. All of the so-called dioecious Cysticola described by v. GRAFF are quite as readily interpreted as protandric and hysterogynous hermaphrodites.

9) BEARD's insinuation that my prediction concerning *M. pulvinar* was only made »to bolster up an argument which is otherwise untenable« calls for no comment after what I have said of this species in the present paper.

In a *Lumbricus terrestris* 170 mm long, the ovaries were only 1.25 mm long, and in a specimen of *Allolobophora foetida* 100 mm long, the ovaries did not exceed 1 mm in length. In a *M. glabrum* measuring 3 mm in length, each of the ovaries measured about 0.1 mm, so that the length of the ovaries of the Myzostome compared with the length of the body is more than 30 times as large as those of the earthworm.

10) The fancied analogy between the Myzostomes and Cirripedia adduced by BEARD in his first paper and again repeated in his latest contribution, has no value as proof. »Comparaison n'est pas raison.« If mere analogy is to be given any weight at all, my view would certainly be the more plausible, since protandry among hermaphrodite animals is far more frequent than the occurrence of complemental males (see pag. 290).

BEARD's remarks concerning the origin of hermaphroditism in general will be referred to in the sequel. Here enough has been said to show that his assertions, far from being »redolent of the true Darwinian spirit« as they were to FRITZ MÜLLER ('85), may be more aptly compared to an ignis fatuus. Not only have they completely failed to throw any new light on the sexual conditions of the Myzostomes, but they have baffled and misled subsequent observers. The view which I still maintain has at least the merit of reducing all the apparently diverse sexual conditions of these peculiar parasites to a single law — a more or less pronounced dichogamy. Simplex sigillum veritatis.

b. The Relations of the Myzostomidae to the Chaetopod Annelids.

The observations recorded in the first part of the present paper have an important bearing on the interpretation of some doubtful points in the general anatomical structure of the Myzostomes and hence also on the natural affinities of the group to other Invertebrata. This chapter is, therefore, in one sense a digression from my theme, but in another sense it may be taken as indirect evidence in favor of the foregoing interpretation of the sexual conditions.

The Myzostomes have been relegated by different authors and at different times to the Trematodes, Crustacea, Tardigrada or Annelida Chaetopoda. METSCHNIKOFF ('66) and BEARD ('85) have adduced cogent reasons for placing them among the Chaetopod Annelids; the former regarding them as an ectoparasitic group of Chaetopods, the latter with more limited definition as a family of the Errantia. Two of the principal authorities on the Myzostomidae, v. GRAFF and NANSEN, have never accepted this view. VON GRAFF ('78 and '84 b) would unite the Myzostomidae, Linguatulidae and Tardigrada in a group, Stelechopoda, to be inserted between the Annelids and Arthropods. NANSEN ('85, pag. 80) is »inclined to

regard the Myzostomidae as a peculiar distinct group belonging to the Annelids, related to the Chaetopods, but also showing a tendency to some of the Arachnids (Linguatulida, Tardigrada, and perhaps Pycnogonida) and Crustaceans«. For the reasons which have induced these different authors to adopt their respective views I can only refer to their papers.

It will be admitted on all sides that the structure of the reproductive organs and their relations to the coelom are important diagnostic characters, and it has been mainly due to a faulty or insufficient interpretation of these and some other organs (nephridia, parapodia, »suckers«) that some of the most strikingly Chaetopod characters of the Myzostomidae have not been generally recognized. It is for the purpose of corroborating the view advanced by METSCHNIKOFF and helping to establish a permanent resting place for this hitherto nomadic group that I subjoin the following considerations.

1. The Relations of the reproductive organs — the testes and especially the ovaries — to the body-cavity. The interpretation of the »uterus« and »ovaries« of other authors as a ramifying body-cavity into which the ova fall and in which they grow to their full size, at once recalls the condition seen in the Polychaeta. This body-cavity is quite distinct in the youngest Myzostomes which I have studied, and its temporary occlusion is due simply to an inward growth of the parenchyma in the portion of the body ventral to the intestine. This growth appears to be caused by the rapid accumulation of male reproductive cells in this region of the body. When the ova begin to escape from the ovaries the body-cavity again reappears and becomes at first coextensive with and then more extensive than the superjacent intestinal ramifications. The ovaries are merely one, or two (*M. cirriferum*) pairs of thickenings in the peritoneum lining this body-cavity and may be compared without difficulty to the ovaries of Chaetopods.

The position of the ovaries in most species of *Myzostoma* — viz. dorsal to the ramifications of the intestine — at first sight appears to be a difference of some importance, but species like *M. belli*, *cryptopodium* and *platypus*, where the ovaries are ventral to the branches of the intestine, show in this respect a greater resemblance to most Chaetopods. The manner in which the young oocytes detach themselves from the ovaries, pass into the body-cavity and there grow to their full size, is clearly a Chaetopod character. That they do

not float about freely during their growth, but are stowed away in masses in the diverticula is a secondary condition easily accounted for.

There are greater but by no means insuperable obstacles in the way of a comparison of the testes of Myzostomes with those of Chaetopods. In the youngest stages of *M. glabrum* examined, the spermatogonia could be traced to the cells of the peritoneum. During their proliferation these spermatogonia do not project into the body-cavity like the oogonia of many species, but into the parenchyma, which soon encloses them in masses, very much as the ovarian stroma encloses the PFLÜGER's columns of the Vertebrate, thus cutting them off from the peritoneum. Notwithstanding this separation from their place of origin, the male reproductive elements, when they become mature, are in many species set free into the body-cavity, whence they may leave the body through the female genital opening. Even in forms like *M. glabrum* and *cirriferum*, which have vasa deferentia and special male openings through the penes, many spermatozoa find their way into the body-cavity and escape with the ova through the orifice of the »uterus«.

In forms like *M. belli* and probably also *M. cryptopodium*, where the vasa deferentia and penes have been lost, all the spermatozoa must pass out through the body-cavity like the ova. In these cases the typical Chaetopod condition has probably been reacquired secondarily.

2. The structure of the ovaries. In their minute structure the ovaries of *Myzostoma* are readily compared with those of other Chaetopoda. In both groups two kinds of cells are early differentiated — the reproductive cells proper (oogonia and oocytes) and what I have called the accessory cells. The latter are nothing more nor less than the »Nährzellen« of other authors!

A very striking similarity to the condition seen in *Myzostoma* is exhibited by the Polychaete *Ophryotrocha puerilis*, as described simultaneously by BRAEM ('93) and KORSCHELT ('93). The descriptions of both authors agree except in a few minor details. Of the two kinds of cells which may be distinguished in the ovaries of *Ophryotrocha*, the oocyte is larger and clearer, the Nährzelle somewhat smaller and more granular. These cells always separate from the ovary and pass out into the body-cavity in pairs. At first the twin cells do not differ much in size; but the nucleus of the Nährzelle is richer in chromatin than the germinal vesicle. Soon the Nährzelle

is seen to have outstripped the oocyte in volume, but it is not long before the conditions are reversed, the oocyte growing much more rapidly than the Nährzelle. Finally, when the egg-cell has attained the limit of its growth, the Nährzelle is found clinging to one point of its surface as a small deeply staining body. According to Korschelt the Nährzelle ultimately disappears (»verschwindet«), but Braem, who is more explicit, says that it separates from the full grown egg and »vielleicht wird der Rest der Nährzellen noch zum Theil von der Haemolymphe verdaut, zum anderen Theil, nämlich in so fern er für den Organismus nicht weiter verwendbar ist, wird er durch die Segmentalporen nach außen entfernt. In der Schleimhülle, welche die frisch abgelegten Eier umgiebt, konnte ich die ausgeworfenen Nährzellen mit Bestimmtheit nachweisen«.

In another Polychaete, *Tomopteris*, each egg-cell when it leaves the ovary to pass into the body-cavity is accompanied by a mass of 7 smaller cells, which do not detach themselves till the growth of the ovum is completed. These smaller cells were regarded as Nährzellen by Vejdovsky ('78), but according to Chun's more recent and complete account ('88) the 7 smaller cells are to be regarded neither as Nährzellen nor as ultimately giving rise to ova. Waiving for the present any discussion of the function of these cells, I believe that they are undoubtedly the morphological equivalents of the accessory cells of *Myzostoma* and the Nährzellen of *Ophryotrocha*.

A very interesting case of the association of egg and Nährzellen has been observed by Andrews ('91) in *Diopatra*. In the ovary of this Polychaete the egg is attached to two long and tapering strings, each of which consists of a single series of compressed cells. The tapering tips of the strings are inserted in the ovaries, while their somewhat broader ends are attached either to opposite poles or later on to adjacent surfaces of the oocyte. »Eventually, such cell-loops (Fig. 5) break away even at the tips, and then float off in the body-cavity liquid, each with a growing centrally placed ovum . . . . The strings fall off after the ovum is 300 μ in diameter, and do not appear to diminish before then, but to drop off intact, though this requires reinvestigation.«

Spengel ('79) has given an excellent account of the growing egg of *Bonellia*. In this case the accessory cells which accompany the ovum during its growth are of three kinds: 1. a spherical mass of cells not unlike a blastula, and containing 2. a single central cell. This mass of cells, the »Zellenknopf«, is attached to one end of the

growing oocyte and both bodies are invested with 3. a layer of flattened peritoneal cells. The latter form a pedicel which at first anchors the egg and Zellenknopf to the wall of the ventral blood-vessel, but which finally ruptures and allows the egg to float out into the body-cavity. The central cell degenerates and ultimately the whole Zellenknopf together with the investing peritoneal layer falls away from the ovum; at least SPENGEL records the fact (pag. 370), »dass man gelegentlich in der Leibeshöhlenflüssigkeit Zellenballen antrifft, welche die größte Ähnlichkeit mit einem Zellenknopfe haben; ich zweifle nicht daran, dass es in der That von den Eiern abgelöste Zellenknöpfe sind«.

In another Gephyrean, *Thalassema*, if we may accept an observation of SEMPER quoted by LUDWIG ('74), the conditions seem to be much simpler and more like those observed in *Ophryotrocha*; the Zellenknopf being reduced to a single cell. LEYDIG ('49) long ago described and figured a mass of cells attached to the egg of the Hirudinean *Piscicola* and evidently comparable to the Zellenknopf of *Bonellia*. LUDWIG, too ('74, pag. 67 and Taf. 1 Figs. 9 and 10), called attention to similar accessory cells in *Pontobdella* and *Branchellion*.

All the Chaetopods here considered agree in possessing Nährzellen which accompany the ovum into the body-cavity and only leave it, when it is nearly or quite full-grown. In number and arrangement, however, these cells vary greatly in the different species, from the simple condition seen in *Ophryotrocha* and *Thalassema* to the elaborate Zellenknopf of *Bonellia* and the long cell-strings of *Diopatra*. Probably an investigation, undertaken with this particular purpose in view, would bring to light in many other Chaetopods still other peculiarities in the number and arrangement of the accessory cells. Be this as it may, however, the described forms differ from the accessory cells of *Myzostoma* in two respects: 1. in *Myzostoma* there is an accessory cell at either pole of the oocytes, 2. the accessory cells of *Myzostoma* are soon worked into the cytoplasm of the growing oocyte and not ultimately cast off into the body-cavity after prolonged association with the ovum. These differences seem at first sight to be very important and seriously to invalidate the homology which I am maintaining, but the following considerations show that such is not really the case. In the first place I am not perfectly sure that all the oocytes of *Myzostoma* have two accessory cells; in several instances I have found only one, and, while I am inclined to believe that the other cell may be concealed behind the

ovum, it is quite possible that it may be altogether absent. In these instances the appearance of the cell-group is strikingly like that of the oocyte with its Nährzelle in *Ophryotrocha*. It may be noted, moreover, that there is really a bipolar arrangement of the Nährzellen in *Diopatra* and that it is only necessary to imagine each of the cell-strings of that Terebellid reduced to a single cell to have the condition seen in *Myzostoma*. The difference between *Myzostoma* and *Diopatra* would be no greater than that which obtains between the two Gephyreans *Bonellia* and *Thalassema*. In the second place I can see no reason for abandoning the homology on the ground that the accessory cells are not cast off. There is this difference between Polychaeta and *Myzostoma* that in the latter the growing eggs are stowed away in compact masses in the diverticula of the body-cavity, whereas in the former they can usually move about more freely. Hence there is really no opportunity for the accessory cells to leave the ova, and it would seem quite natural that they should be appropriated as food[1].

Nährzellen are known to be of very general occurrence in the Arthropoda. They have long been known to occur in Crustacea, especially in *Sacculina*, where they have been repeatedly described (Gerbe '69; Ed. van Beneden '69, 70a, 70b; Balbiani '69; Pérez '78; Delage '84); v. Siebold has observed them in *Apus* ('71), Weismann in *Daphnia* ('85) and Brauer in *Branchipus* ('92). In Insects they have been very carefully studied by Korschelt ('86) to whom the reader may be referred for a full account of the subject. The trophic function of the Nährzellen can hardly be doubted in Arthropods where these cells are consumed by the oocytes, but it is more difficult to understand in Annelids, where the egg presents a far greater surface to the nutrient fluids of the body-cavity than to the Nährzelle. In many Polychaeta, too, the Nährzellen appear to be absent, although the growth of the ovum seems to be completed quite as easily as it is when they are present. These considerations show that a discussion of the views of the different authors, concern-

[1] I must confess that although I have taken great pains to ascertain the fate of the accessory cells, there is still a possibility that they are not all appropriated by the oocytes. One often finds small, flattened and deeply staining cells which form follicle-like partitions between the ova. Whether these arise from some of the accessory cells or from the parenchyma and peritoneum, I am unable to say.

ing the origin in the ovary and the function of the Nährzellen cannot be profitably undertaken at the present time.

3. Nephridia. Recent students of the Myzostomes have described a pair of somewhat convoluted tubules, each beginning with an opening into the body-cavity (»uterus«) just back of the ovaries and passing ventrally and posteriorly to open into the cloaca. These tubules were perhaps seen by SEMPER, although in his Fig. 5 Tab. 4 they are represented incorrectly so far as their relations to the cloaca are concerned. They were also seen and figured by v. GRAFF ('77) in cross-sections, but strangely enough he appears to have regarded them as intestinal diverticula. He denies the existence of the tubules which SEMPER interpreted as the oviducts. The best description of the tubules in question is given by NANSEN ('85, pag. 78 Pl. 1 Fig. 11 *ovd*, Fig. 8, Pl. 9 Figs. 10 and 23) who calls them lateral oviducts, to distinguish them from the unpaired median oviduct, the backward continuation of the »uterus«. NANSEN found the epithelium of each lateral oviduct to be much ciliated (Pl. 1 Fig. 26) and of a secretory nature, for »mucous globular secretions of variable size are often observed in it, vide Pl. 7 Fig. 25a«. These oviducts are also shown in NANSEN's Fig. 20, 20a, 21 Pl. 9.

I have had no difficulty in finding the »lateral oviducts« of NANSEN in the Myzostomes which I have studied, and in tracing the tubules from their openings into the body-cavity to their openings into the cloaca. NANSEN's description is in general correct, but I cannot agree with his interpretation of these tubules as oviducts. Although he figured a number of ova in the tubules in his diagrammatic Fig. 8 Pl. 1, I have never yet been able to find a mature and normal ovum in them. Sometimes a few immature and obviously decomposing ova may be found, but quite as often there are mature spermatozoa, and for this reason they might with equal justice be regarded as spermducts. When the Myzostomes are full of ripe eggs, a very little pressure will cause them to expell their ova in a pink cloud from NANSEN's median oviduct, i. e. the opening of the »uterus« dorsal to the cloacal orifice, but sections of such pressed specimens show that none of the ova have passed into the tubules through the funnel-like openings, as might be reasonably expected if these tubules were really oviducts. On the other hand the secretory character of the tubules may be readily inferred from the small globules which stain very deeply in haematoxylin and which are scattered through the cytoplasm of the gland-like epithelium of the tubules and through their lumen. This

secretory character of the tubules together with their whole structure and arrangement leads me to regard them as true nephridia — and it is strange that NANSEN did not come to the same conclusion[1].

In the different species which I have sectioned there is considerable variation in the opening of the nephridia, both at their posterior or cloacal nephropores, and at their anterior ends (nephrostomes). The two nephridia may have separate nephrostomes, or may unite to form a single funnel opening into the body-cavity. Similarly the two nephridia may unite to form a single tube, or end-piece, which opens into the cloaca, or they may remain distinct and have separate openings into the cloaca. The conditions in each of the nine species are here very briefly given:

M. cirriferum. Distinct nephrostomes; a long unpaired end-piece opening into the anterior ventral end of the capacious cloaca (Fig. 5).

M. circinatum. Distinct nephrostomes; nephropores paired, opening into the ventral portion of the cloaca. This species agrees with NANSEN's figure of *M. giganteum* ('85, Pl. 1 Fig. 5).

M. glabrum. Single nephrostome; the nephridia run for some distance side by side just ventral to the intestine, then fuse to form a long end-piece which opens into the anterior ventral end of the capacious cloaca. In some specimens the secretion-granules are very irregular and angular and stain very deeply.

M. alatum. Single nephrostome; unpaired end-piece as in *M. glabrum.* The nephridia contained immature and decomposing ova, normal mature spermatozoa and mucous-like granules.

M. platypus. Single nephrostome; separate nephropores opening into the cloaca rather far apart. The cilia covering the nephrostomes and extending along the ducts to their openings into the cloaca are unusually long and distinct in this species[2].

---

[1] I had adopted this view long before the appearance of the paper in which it was announced by BEARD ('94, pag. 403).

[2] In some species cross-sections of the tubules show a cob-web like reticulum extending across the lumina — an appearance also frequently seen in the mesonephric tubules of some Vertebrates (Amphibia). It is very difficult to decide whether this appearance is due to the presence of cilia glued together by the reagents or to the frayed out ends of the gland-like cells of the tubules. The cilia when distinct — and they are always very distinct in the nephrostomes and nephropores — are all directed backwards, showing that the cur-

M. belli. In this species I failed to find the nephrostomes; there is an unpaired end-piece, which does not open into the cloaca, but on the surface of the body through a papilla lying just ventral to the cloacal orifice. As the »uterus« opens just above the cloaca, there are three ciliated apertures in this species, close together. In all three specimens the nephridia were full of mature spermatozoa evidently on their way to the exterior.

M. cryptopodium. Single nephrostome; the ducts open on the surface by means of an unpaired end-piece which perforates a papilla just under the cloacal orifice.

M. eremita. As nearly as I was able to make out, the conditions in this species are like those in the two preceding.

M. pulvinar. Distinct nephrostomes; the unpaired end-piece is short and narrow and opens on a distinct papilla which projects into the lumen of the cloaca.

M. belli and *cryptopodium* tend to show that the nephridia originally opened on the surface of the body as in other Chaetopoda. In some species the unpaired end-piece has moved forward secondarily and acquired an opening into the cloaca. In still other species the nephropores have not fused, but have nevertheless undergone the same shifting forward. This shifting is perhaps to be explained by the extent to which the ectoderm is infolded in the embryo to form the cloaca, but this question cannot be decided till a careful study has been made of the alimentary tract and its relations to the insertions of the nephridia in as many species of *Myzostoma* as possible. The results of such a study could not fail to throw an interesting sidelight on the obscure morphology of the Malpighian tubules in the Arthropoda.

In *M. belli* the nephridia still retain the spermiducal function which they have in many Chaetopods. The position of the nephrostomes just back of the ovaries recalls the condition seen in many Chaetopoda; although the oviducal function has been transferred to the median unpaired opening of the body-cavity.

The occurrence of but a single pair of nephridia is, of course,

---

rent must pass through the tubules from the body-cavity to the exterior. Hence the view that the tubules may be respiratory in function has no foundation whatsoever.

no objection to the view here advocated, since several Annelids have only a single pair of these organs. Moreover the Myzostomes have in all probability undergone a very great reduction in the number of segments, and we should, of course, expect a concomitant reduction in the number of pairs of nephridia.

4. The segmental sacs (»suckers«). These prominent organs have not escaped the attention of any of the more careful students of the Myzostomidae, but hitherto all attempts at an interpretation of their morphological significance have failed. Many authors have regarded them as suckers, but observation of the living animal readily shows that they have no adhesive function, and the name is only another instance of the misleading nomenclature which has been employed in naming the organs of the Myzostomidae.

The best and most recent description of the segmental sacs is given by NANSEN ('85, pag. 42—44 and 76—77). I quote from his English resumé (pag. 76): »What previous writers have called »suckers« are not really such, but ciliated glandulous sacks, as illustrated in Pl. 8 Figs. 19 and 20. There are no muscular walls such as GRAFF has described. The inner walls consist of a glandulous tissue, with large cells situated in one, or several layers; this tissue is covered by a ciliated cuticle, which is striated by the cilia penetrating into the tissue, vide Figs. 19 and 20. Only a few muscular fibres occur in the walls of the sacks, and those are usually dorso-ventral muscles which penetrate through the glandulous tissue and are secured to the cuticle by their extremities, vide Fig. 20*m*. In *M. glabrum*, the glandulous tissue is separated from the surrounding connective-tissue by a cuticle, on whose exterior side several muscles are situated, and I have not observed such a clearly defined cuticle in the other species examined. In the surrounding connective-tissue, vacuoli frequently occur. Among the glandulous cells, connective-tissue nuclei can be seen; this is especially the case in *M. graffi* and *M. giganteum*. — The openings of these sacks are, more or less, prominent in the various species, and the thickness of their oval margins also varies very much, vide Pl. 8 Figs. 19 and 20. The form of the opening is in some species circular (e. g. *M. cirriferum*, Fig. 22), and in others oval (e. g. *M. giganteum*, Fig. 21). The openings are provided with sphincters, which vary in development in the various species; in some species they are few in number, and thick (e. g. *M. cirriferum*, Fig. 20*sph*), whilst in other species they are more numerous, but are then less developed in thickness (e. g. *M. giganteum*, Fig. 19).

Round the openings radial fibres also occur whose function is to act as dilatatores, vide Fig. 18 *m*, *m'*; Figs. 21 and 22.«

NANSEN is inclined to regard the segmental sacs as modified nephridia. The obvious objection that they have no communication with the body-cavity, he attempts to remove by referring to the antennal and shell-glands of Crustacea. He would regard the large cells forming the walls of the sac as glandular and believes that they secrete the mucous-like granules (vide his Fig. 19 Pl. 8) which he finds in the cavity of the sac and among the cilia covering its cuticular lining. He does not allude to a further objection to his view, viz. the obviously ectodermal origin of the segmental sacs.

Although my own study of the segmental sacs is still far from being completed, I have thought it best to give in this connection a brief sketch of their occurrence, structure, etc., reserving a fuller and more accurate account for future publication. The organs in question occur in nearly all, if not in all species of *Myzostoma*, but the extent to which they may be developed, is highly variable. In general they may be said to be largest in the free-living species and reduced to mere rudiments or altogether absent (?) in the cysticolous and entoparasitic forms. But that their reduction is not due exclusively to cysticolous habits is shown by *M. platypus*, which has the largest and most elaborate segmental sacs hitherto observed in any Myzostome. On the other hand, in the active *M. cirriferum* the sacs are scarcely as well developed as in the sluggish species like *M. glabrum* and *alatum*. The extent to which the organs may vary in structure will be seen from the following description of four species, which really present four distinct types of segmental sac:

M. platypus. v. GRAFF who first described this species was impressed with the large size and odd appearance of its »suckers« and suggested that a careful investigation might »yield some answer to the questions raised by NANSEN in regard to the function and morphological import of these organs«. Among my many sections I have found several which show the histological structure of the sacs fairly well — notwithstanding the rather poor and protracted preservation.

Each of the 8 sacs projects as a flat-topped circular tubercle above the general level of the ventro-lateral surface of the animal's body. The center of the tubercle is formed by a smoothly rounded boss, surrounded and partly enclosed by a thick sphincter-like ring, the surface of which is furrowed by two concentric circular grooves

and thus divided into three flange-like rings, the median of which is the most prominent (Pl. 11 Fig. 27). A longitudinal section through a sac (Fig. 29) shows that the organ is readily reducible to the form of sac found in *M. cirriferum* and other species (cf. NANSEN'S '85, Fig. 20 Pl. 8). The central boss may be pushed out of the orifice of the sphincter-like ring just as the flattened or concave floor of the organ may be everted in *M. cirriferum*. Scattered testicular follicles (*ts*) and even some of the terminal ramifications of the intestine may extend into the parenchyma of the base of the sac. Numerous refractive bright yellow granules (*y*) are found in the boss and the middle flange of the sphincter-like ring.

The complicated structure of the boss is shown under a high magnification in Fig. 30. In this figure, which shows only a portion of the section, a number of layers may be distinguished running parallel to the surface of the boss. The outermost layer is a distinct cuticle (*ct*) which very probably bears cilia in the living animal. Beneath it lies a much thicker zone (*str*) with alternate bands of more and less deeply staining fibres. This zone is limited internally by a thin layer of delicate fibres running parallel to the surface cuticle. Then follows a broader band bounded in turn by transverse fibres with small deeply staining nuclei. Radial lines traverse this zone and are continued inwards through the zone of small nuclei into the contours of huge elongated cells, which take up the greater portion of the section. The nuclei of these cells (*n.gl*) form a more or less irregular zone beyond which the cytoplasm is filled with the deep yellow granules. Under the higher magnification the granules appear as concretions with irregular but rounded outlines. The larger granules seem to consist of clusters of smaller granules. Each granule or concretion seems to be surrounded by a narrow pale space. In some cells a few of the granules may extend out beyond the nuclear zone. Long and very attenuate and more deeply staining cells with small deeply staining nuclei (*sm*) are interspersed between the large cells. The attenuate cells, which I take to be smooth muscle fibres — the retractors of the boss — are seen in Fig. 29 extending back into the parenchyma from the middle of the boss. I failed to resolve the inner ends of the large cells which merge into the parenchyma cells constituting the base of the organ. Through this parenchyma smaller yellow granules are scattered.

If the yellow granules occurred only in the large cells of the boss, we might perhaps see our way to a solution of the function

of the sac as a kind of gland, but granules of exactly the same kind are deposited, often in conspicuous masses, in the outer parenchyma of the sphincter-like ring (Fig. 29), in the cordate elevations at the bases of the parapodia and in other portions of the animal's body. This, together with the fact that these granules seem never to be excreted from the body, leads me to suspect that they are pigment granules.

M. glabrum. In sections the retracted sacs of this species appear as spherical or pear-shaped bodies with walls so thick that the cavity is obliterated or reduced to an irregular ramifying slit between the folds of the walls. The walls themselves consist mainly of large succulent cells which undoubtedly correspond to the large gland-like cells of *M. platypus* and which in some iron-haematoxylin specimens are full of very fine black granules. These granules, however, resemble densely aggregated cytomicrosomes rather than the secretion-granules of gland-cells. Peripherally the succulent cells are covered with a dense striated cuticle, which probably bears rigid cilia in the living Myzostome. To this cuticle are attached the radial muscle fibres that run between the large succulent cells and function as retractors of the walls of the sac. In sections stained with iron-haematoxylin these fibres are often colored black, while the intervening cells stain much more faintly. When the sac is everted it forms a somewhat irregularly folded fungiform elevation on the surface of the body.

M. cirriferum. In this species the sacs are flattened and have a distinct cavity and much thinner walls than in the preceding species (vide NANSEN's Fig. 20 Pl. 8). The rigid cilia covering the cuticular lining of the sac are very distinct, while the large cells of the walls are much vacuolated. These vacuoles are probably produced by the sudden withdrawal of the water from the succulent cells during preservation. The retractor and sphincter are correctly represented by NANSEN.

M. pulvinar.. In this species the sacs were said to be absent by v. GRAFF ('84b), but PROUHO has succeeded in detecting them ('92). In hardened specimens they are readily found as small white spots not far from the reflected edge of the body in the dorsal (morphologically ventral) surface (Pl. 12 Fig. 41). In sections each spot is seen to correspond to a small pit or dimple which is covered with rigid cilia. Beneath the dimple the parenchyma or, more probably what corresponds to the remains of the large succulent

cells of the other species, is reduced to a number of vacuoles between which runs a coarse net-work. Beyond this I was unable to make out any structure in these rudimental organs.

What is the function of these segmental sacs? From their ectodermal origin they may be glandular, sensory or respiratory in function. Their structure is obviously ill-adapted to respiration, so that this possibility may be excluded. It is much more difficult to decide between the two remaining functions.

When I first saw these organs, I was inclined to accept NANSEN's view that they are excretory or secretory in function. Not having seen the nephridia at that time, I proceeded to test the validity of the Norwegian zoologist's view by placing a number of specimens of *M. glabrum* for 24 hours in sea-water containing powdered carmine. By the end of that time the sacs stood out as four deep red spots along either side of the body, and I at once concluded that the carmine had been taken up through the intestine and deposited in the walls and cavities of the sacks. A single series of sections, however, soon proved to me that I was entirely mistaken; there was a small amount of carmine in the intestine and its branches, but none whatever in the cytoplasm of the large succulent cells forming the walls of the sacks. The cavities of the sacks and the spaces between the folds of their walls were full of carmine, but it had been drawn in from the outside, probably by a movement of the cilia surrounding the sacs and by the inversion of the sacs themselves. This experiment was repeated several times. In many cases the animals would not swallow the carmine, but their suckers would take it up nevertheless. These experiments, besides showing that the sacs are probably not nephric organs, will explain the presence of the mucous granules of NANSEN in the cavity. These are very probably only secretions of the true nephridia or feces which have been taken in from the outside. If a *M. glabrum* be placed on its back and the orifices of its segmental sacs carefully examined with a lens, one will often see a few granules of matter thrown out of a sac, especially when it is about to be everted. These granules I take to be the same as those figured by NANSEN.

The second alternative, viz. that the segmental sacs may be sense-organs, seems to me to be more plausible. I take them to be in all probability the homologues of the lateral line organs (Seitenorgane) which have been described in many Chaetopods (Capitellidae, EISIG '79,'87; Polyophthalmidae, E. MEYER '82; Amphi-

ctenidae, E. Meyer; Glyceridae, Eisig '87; Naidae, Semper '76; Vejdovsky '84). The facts which seem to me to favor this homology are the following:

1) The sacs of the Myzostomidae are metameric and lie lateral or dorsal to their respective parapodia like the Seitenorgane of Capitellidae.

2) The segmental sacs like the Seitenorgane are eversible and provided with a special set of retractor muscles (Eisig's Haarfeld-retractor).

3) The general structure of the segmental sacs is not unlike that of the »Seitenorgane« as described and figured by Eisig. In both cases the well-developed cuticle covering the surface of the organ is provided with cilia which are easily destroyed by reagents and are very probably not motile, but sensory in function. The large gland-like cells in the sacs may be in reality ganglionic — at least they closely resemble the cells which Nansen regards as parapodial ganglia. If this is the case, they would probably correspond to Eisig's »Körnerzellen«. It may also be remarked that Eisig found yellow granules in the Seitenorgane of Capitellids, and we have seen that yellow granules also occur in the segmental sacs of *M. platypus*.

The all-important point in the homology, viz. the presence of a nerve supplying the large cells of the segmental sac, I have not yet been able to establish; but it should be remembered that it is no easy task to detect the nerve which supplies the lateral line organ of the Chaetopods. Unfortunately it did not occur to me while at Naples that the segmental sacs might be sensory, and so the opportunity of employing methylene blue and Golgi's method on fresh material was allowed to escape.

Eisig has extended the homology of the »Seitenorgane« of Chaetopods to the lateral line organs of Vertebrates. It seems to me that it may be extended also to certain organs in the Arthropoda. Certainly in the embryo *Limulus* the organs designated as sensory by Patten ('89, '90) and Kingsley ('90, '92, '93) have a striking superficial resemblance to the segmental sacs of *Myzostoma*. The exact nature of these organs is extremely doubtful, and the difficulty of deciding between the same alternatives which have just been discussed, is apparent in Kingsley's paper. After speaking of these organs in 1890 as »plainly sensory«, they subsequently become »more

probably glandular«[1]. Both PATTEN and KINGSLEY agree, however, that one pair of these organs (viz. the fourth) gives rise to the so-called »dorsal organs« of *Limulus*. This fact is of interest, for if these organs in *Limulus* be really embryonic lateral line organs, we may yet be able to trace out the phylogenetic history of such enigmatical structures as the paired »dorsal organs« of *Mysis*, the paired lobulated outgrowths on either side of the head in the embryo *Asellus*, etc.

The fact that in *Myzostoma* there are five pairs of parapodia, but only four pairs of segmental sacs, naturally leads to the question as to what has become of the missing pair of sacs. The answer to this question I believe we need not go far to seek: the third pair of the original five pairs of sacs has been converted into the so-called penes. These are more or less prominent papillae lateral to and near the bases of the third pair of parapodia. Each papilla is perforated by a ductus ejaculatorius which widens proximally into a vesicula seminalis. The latter receives the mature spermatozoa from the vasa deferentia and these in turn from the ramifying testicular follicles[2].

Bizarre as the development of a male reproductive organ from a lateral line organ may appear at first sight, I am nevertheless unable to see any great difficulty in such a change of function. It is in fact easy to see how the bottom of an eversible sac might acquire an opening into the body-cavity under the pressure of a great accumulation of spermatozoa; the sac would then become reduced to a mere conduit. The histological difficulties are not insuperable, for the large infolded ectodermal cells which form the walls of the ductus ejaculatorius may be homologized with the large succulent cell forming the walls of the segmental sacs. Another fact which supports the view here advocated is the correlative variation of the segmental sacs and penes in different species of *Myzostoma*. In *M. platypus* e. g., where the sacs are extremely large, the penes also attain to extraordinary dimensions, whereas both sets of organs become

---

[1] Cf. also KINGSLEY's remarks at pag. 538, '90; pag. 51 and 52, '92, and pag. 222, '93.

[2] It is hardly correct to call the papillae penes, since the Myzostomidae do not copulate. Even in *M. platypus*, where these organs are enormously developed, they are apparently only intended to be thrust through the orifice of the gall to disseminate the spermatozoa in the sea-water.

rudimental or obliterated concomitantly in some cysticolous and entoparasitic Myzostomes (e. g. *M. pulvinar*).

Beard ('84) has given a very different interpretation of the male ducts from the above. After attempting a reduction of the oviduct (i. e. the median dorsal opening of the body-cavity) to a pair of nephridia, he goes on to say (pag. 566) that the »two male ducts are much more easily referable both from position and structure to segmental organs which still open into the body-cavity«. While the reduction of the oviduct to a pair of nephridia hardly requires serious consideration, the homology of the male ducts with nephridia is not so easily refuted. As Beard himself, however, now interprets Nansen's lateral oviducts as nephridia ('94), he would probably abandon these earlier homologies, unless, indeed, he should assume that two pairs of nephridia have been retained in the Myzostomidae.

5. Parapodia and Cirri. The resemblance of the cirri and parapodia of *Myzostoma* to the homonymous structures of the Chaetopoda has often been pointed out, and I should not here allude to the subject, were it not to call attention to two structures which have not been sufficiently considered by preceding authors and which make the resemblance still more striking. The first structure is the ventral cirrus of the parapodium. This I believe to be present in at least two, and possibly in three, species of *Myzostoma*. In *M. circinatum* the small, pointed and somewhat curled cirri inserted on the inner bases of the parapodia (Pl. 10 Fig. 18) are in all probability typical ventral cirri, readily homologized with the ventral cirri of Polychaeta. In *M. platypus* (Pl. 11 Fig. 27) the heart-shaped elevations with broad bases of attachment are probably only another form of ventral cirri, which, curiously enough, seem to have undergone a modification comparable to that of the dorsal cirri (elytra) in Chaetopods like *Lepidonotus* and *Tomopteris*. I also deem it probable that the peculiar pedunculate cups at the bases of the parapodia in *M. calocotyle*, v. Graff may represent a third form of ventral cirri. v. Graff ('84b, Pl. 3 Figs. 25 and 26) regarded them as »suckers«, but I find it very remarkable that segmental sacs should occur, not between and some distance dorsal to the parapodia, but attached to the bases of the parapodia. Moreover v. Graff figures five of these cup-like organs on one side of the body!

That the twenty cirri which fringe the edge of the disc-like body in most Myzostomes are to be regarded as homologues of the

dorsal cirri of Chaetopods, is highly probable. If, then, we take into consideration the segmental sacs and their homology with the dorsal cirri of neural parapodia — a theory advanced by Eisig ('87) and supported by his own observations and those of Ehlers ('64) and Claparède ('68) on species of *Glycera*, in which it is possible to trace the gradual reduction and transformation of the cirri into organs like those of the lateral line — we have the following homologies between the Chaetopoda and Myzostomidae:

Chaetopoda	Myzostoma
ventral cirrus	ventral cirrus (usually absent)
neural parapodium	parapodium
lateral line organ	segmental sac
(modified dorsal cirrus of neural parapodium)	
haemal parapodium	absent
dorsal cirrus	two or more dorsal cirri.

The second point to which I would call attention, concerns the secretion of the hooks, reserve hooks and supporting rods of the parapodia in *Myzostoma* as compared with the secretion of the setae in Chaetopods. The minute structure of the hooks etc. in *Myzostoma* is thus described by Nansen ('85, pag. 77): »The hooks are not, as Graff states in his monograph, hollow, but consist of two layers; an outer, somewhat homogeneous layer and an inner one composed of fibrous substance. The outer layer has a yellow colour and is very slightly staining; it is very thin at the base of the hooks, but increases, gradually, in thickness towards the extremity, and the acuminate extremities of the hooks become formed, thus, almost exclusively by this layer, and acquire, also, a more intense yellow colour, especially in the more developed hooks. The inner fibrous mass consists of colourless fibres, which are thickest in the center of the hook and, on transverse sections, exhibit a distinct hexagonal form, vide Pl. 7 Fig. 19. Towards the outer layer these hexagonal fibres become so minute that they are with difficulty distinguishable. This fibrous mass is, usually, vividly stained by colouring reagents. The structure of the supporting rod is similar to that of the hooks, and the manubrial plate is composed of the homogeneous yellow substance of the outer layer.«

This description, which I am able to confirm from my own observation, shows clearly that there is no essential difference between

the minute structure of the Myzostome and Chaetopod seta[1]. Such being the case we should expect to find a great similarity in the structures which secrete the setae in both cases. It is well known from the researches of LEYDIG (*Phreoryctes* '65, pag. 256); CLAPARÈDE (*Terebella* '73); PERRIER (*Lumbricus* '74, pag. 347); SPENGEL (*Echiurus*, *Bonellia* '80, pag. 478—484); VEJDOVSKY (*Dendrobaena*, *Lumbricus* etc. '84) and EISIG (Capitellidae '87, pag. 575—576) that each seta is secreted by a single large cell situated in the fundus of the seta-sac. In all Chaetopods, so far as known, this »Basalzelle« has more or less the form of a plano-convex lens with its flat side covering the truncated proximal end of the seta which its cytoplasm gradually secretes. In *Myzostoma* also each of the modified setae is secreted by a single large cell, but this cell, instead of having the form of a plano-convex lens, is pear-shaped and hangs by a thin pedicel to a much flattened disc-like plate of cytoplasm covering the truncated end of the seta. One of these cells is seen at *st.c* in Pl. 11 Fig. 25. The constant association of these cells with the setae, their large size and characteristic glandular appearance, leaves no doubt that they are the homologues of the »Basalzellen« of Chaetopods. These pear-shaped setiparous cells are figured by NANSEN, and he says at pag. 77: »I have frequently observed at the upper extremity of the supporting rods large unipolar cells, with their prolongations directed towards the extremity of the rods (Pl. 7 Fig. 22*a.b*), but I have been unable to determine in what manner these prolongations terminate, or what is their physiological function.«

PERRIER observed in the earthworm ('74, pag. 347) and EISIG in Capitellids ('87, pag. 576) certain appearances in the nuclei of the basal cells which led them to infer that the nucleus is concerned in the process of secreting the seta. The position of the rather small nucleus in the broadened bulb-shaped end of the basal cell in *Myzostoma*, and its distance from the secreting cytoplasmic plate does not favor PERRIER's and EISIG's view, but a careful study of the nucleus and cytoplasm will have to be undertaken before any definite statement can be made on this point.

6. The strong Chaetopod affinities of *Myzostoma* are further shown by their resemblance to the Polychaeta of the genus *Spinther*. v. GRAFF has called attention to the resemblances in the closing paragraph of his interesting monograph of the

[1] The similarity is clearly recognized by EISIG '87, pag. 576.

genus ('88, pag. 61). Both *Myzostoma* and *Spinther* have arisen from Polychaete ancestors, but both have taken to parasitism — *Spinther* to living on Sponges and *Myzostoma* on Crinoids — with the result of an interesting parallelism in structure. Although *Spinther* has retained a greater number of segments (from 12 in *S. miniaceus* to 52 in *S. arcticus*) than *Myzostoma*, both forms have tended to depart from the elongate Annelid type and to assume a flattened form and more radial symmetry. In *Spinther* the reproductive orifice lies in the mid-dorsal line just above the anus and the intestine sends out a pair of diverticula in each segment except in the posterior end of the body. »Endotheliale Septa zwischen den einzelnen Segmenten sind nicht vorhanden und nur die zwischen den Darmdivertikeln verlaufenden dorsoventralen Muskelbündel stellen eine unvollständige Kammerung des Leibesraumes dar.« The parapodia with their hooked setae and dorsal cirri, and the general appearance of the body-cavity with the sexual products accumulated in the portion dorsal to the intestine recall the conditions seen in *Myzostoma*. *Spinther* has no nephridia according to v. Graff, and he has not succeeded in finding the ovaries and testes, although it is possible that certain clusters of large »indifferent cells« in the ventral portion of the body-cavity between the intestinal diverticula and between these and the integument may be the organs in question.

Résumé and Conclusion.

For the sake of a more graphic expression of the sexual phases of *Myzostoma* I give two diagrams, Pl. 12 Figs. 57 and 58; the former representing the conditions in species like *M. cirriferum* and *glabrum*, the latter in *M. pulvinar* and probably many of the Cysticola which have been supposed to be dioecious. To begin with Fig. 57, the whole triangle *akm* may be taken to represent the whole of the reproductive system from its first appearance in the embryo, or trochophore (at *a*) to its development in the adult, when it may be represented by the line *km*. The unshaded triangle *abc* may be regarded as the sexless, neutral, or undifferentiated condition of the reproductive cells (gonoblasts) and the two parts of the line *bc*, viz. *bo* and *oc* as the ultimate division into spermatogonia on the one hand and oogonia on the other. The dark triangle *boh* represents the male, the paler trapezium *cokm* the female organs. The lighter region *boed* of the male triangle represents the period preceding the appearance of the

mature spermatozoa, the deeply-shaded triangle *beh* the gradually diminishing male organs after the appearance of mature reproductive cells. Similarly the region *cofgm* would represent the period preceding the appearance of the first mature ova, the triangle *fkg* the period of maturity. As there are very probably many immature ova still present in the ovaries and body-cavity at death, I have extended this region to *gm* in the line *km*. Thus four distinct phases may be recognized in the life of these Myzostomes:

1) A phase of sexual neutrality, or indifference.
2) A protandric phase extending from the appearance of the first ripe spermatozoa to the appearance of the first ripe ova (♂).
3) An androgynous or functionally hermaphrodite phase extending from the appearance of the first ripe ova to the disappearance of the last ripe spermatozoa (☿).
4) A hysterogynous phase extending from the disappearance of the last spermatozoa to the disappearance of the last ripe ova — an event which is very probably not attained at the time of the animal's death (♀).

A comparison of this schema (Fig. 57) with Fig. 58 shows at a glance the peculiarities of forms like *M. pulvinar*. The same methods of shading indicate the morphologically equivalent regions in both diagrams. In *M. pulvinar* the male phase is very short and terminates at *h* before the retarded appearance of the first mature ova at *f*; so that this species lacks a functionally hermaphrodite stage corresponding to ☿ in the schema of *M. glabrum*, and there intervenes a period during which the animal grows, but does not produce ova or spermatozoa. Hence, when a number of specimens are examined, this sharp separation of the male and female phases in time has the same superficial appearance as the separation in space in gonochoristic forms with dwarf males[1].

The genus *Myzostoma* is by no means exceptional in presenting this form of dichogamy, viz. the sequence of protandry, functional hermaphroditism and hysterogyny: an exactly similar asynchronism

[1] *M. pulvinar* is certainly peculiar in exhibiting two well-marked periods of sexual maturity during its life-time. In this respect it resembles the cases of dissogony which occur among the Ctenophora. In *M. pulvinar* the periods are functionally unisexual, in the Ctenophora functionally hermaphrodite.

and sequence in the ripening of the sexual products has long been known to occur in many other hermaphrodite Metazoa[1].

How is this asynchronism in the maturation of the sexual products to be explained? Some authors, approaching the phenomenon from the physiological side, would regard it as due to an unequal distribution of nutriment to the reproductive organs: during one period

---

[1] Omitting all reference to the general statements concerning dichogamy to be found in our standard text-books of Zoology, I give here a list — probably very incomplete — of the cases which I have been able to gather from special papers, for the purpose of showing the wide distribution and frequency of the phenomenon. Several of the references have been drawn from recent papers by PELSENEER ('94) and MONTGOMERY ('95):

Porifera: *Spongilla* (C. KELLER '78); *Aplysilla* (v. LENDENFELD '83, pag. 261).

Cnidaria: *Hydra* (ECKER '53; MARSHALL '82, pag. 669).

Platyhelminthes. Acoela: *Convoluta* (CLAPARÈDE '61, pag. 128); **Rhabdocoela:** *Graffilla* (BÖHMIG '86, pag. 315; v. IHERING '80, pag. 147); *Promesostoma* and *Macrostoma* (v. GRAFF '82, pag. 127); *Stenostoma* (J. KELLER '94, pag. 377 and 398); **Tricladidea** (HALLEZ '79, pag. 43); *Bipalium* LOMAN '88); **Polycladidea** (LANG '94, pag. 1091); **Trematoda** (ERCOLANI '82, pag. 43); **Cestoda:** *Solenophorus* (ROBOZ '82, pag. 263); **Nemertini:** *Prorhynchus* (v. KENNEL '83; MOORE '95); *Tetrastemma* (MARION '74); *Stichostemma* (MONTGOMERY '94 and '95).

Nematoda: *Allantonema* (LEUCKART '87); *Filaria* (ZUR STRASSEN '91, pag. 439).

Annelida. Polychaeta: *Ophryotrocha* (KORSCHELT '93); **Myzostomidae:** *Myzostoma* (PROUHO '92; WHEELER '94).

Mollusca: *Limnaeus* (EISIG '69); *Agriolimax agrestis* and *melanocephalus* (BABOR '94); *Cymbulia* (LEUCKART '54); *Cymbuliopsis* (PECK '90); *Desmopterus papilio* (CHUN '89); *Clione limacina*, *Clio striata*, *Lobiger*, *Eolis*, *Elysia* (PELSENEER '94); *Entoconcha* (J. MÜLLER '52); *Neomenia* (WIRÉN '92); *Solenopus* (KOREN & DANIELSSEN '77); *Ostrea edulis* (DAVAINE '53; P. J. VAN BENEDEN '55).

Echinoderma: *Asterina gibbosa* (CUÉNOT '88; LANG '94, pag. 1091); *Synapta*, *Anapta*, *Chirodota* (LANG '94, pag. 1091); *Amphiura squamata* (LANG '94, pag. 1091).

Crustacea. Cymothoidae: *Nerocila*, *Cymothoa*, *Anilocra* (BULLAR '76 and '77; PAUL MAYER '79); Cryptoniscidae (KOSSMANN '84).

Chordata: *Myxine glutinosa* (CUNNINGHAM '87 and NANSEN '88); *Chrysophrys* (BROCK '78).

Protogyny, or the opposite sequence in the maturation of the sexual products, i. e. the earlier maturation of the female and later maturation of the male cells, is very rare in the animal kingdom. The only cases which I have met with are those cited by PELSENEER ('94) and MONTGOMERY ('95), viz. the Turbellarian *Microstoma lineare* (RYWOSCH '87 and '89), the Pulmonates *Limax maximus*, *Malacolimax tenellus* (BABOR '94) and *Agriolimax laevis* (BABOR '94 and BROCK '86) and the Tunicate *Salpa* (KROHN '46). A similar preponderance of the protandrous over the protogynous sequence has been observed in flowering plants.

of the hermaphrodite's existence the reproductive system may receive less, during another period more nutriment. Hence the animal will produce first spermatozoa and then ova. This dichogamy, especially in parasitic animals, is assumed to depend also on another factor, viz. the necessity of producing an immense number of ova and spermatozoa, for the vicissitudes of parasitic life are so great that only a few of the many eggs can ever reach their full development. Therefore the animal must begin very early and continue throughout life to produce reproductive elements. And although perhaps provided with an abundance of food, much of this must be utilized in the processes of growth and only a small residuum is available for the production of the less expensive reproductive elements, the spermatozoa. As the animal approaches its adult stature, however, and growth is nearly completed, it can spare more material for the production of the more expensive yolk-laden ova.

Other authors are inclined to believe that dichogamy, being obviously conducive to cross-fertilization, has therefore been produced by natural selection from chance variations in the time of maturation of the reproductive cells. The advantages of cross-fertilization appear to have been demonstrated in some cases, but a fact which I have often observed in *M. glabrum* — viz. that the eggs are fertilized as readily with the spermatozoa of the same individual and develop as rapidly and normally as eggs fertilized with the spermatozoa of other individuals — leads me to believe that the above mentioned physiological causes are the fundamental ones, and that the advantages which may in some cases result from dichogamy are accessory. In other words: cross-fertilization may be the consequence of physiological causes of a nutritive character, and this consequence may not be inevitable, as is shown in some cases (*M. glabrum* and the yuccas among plants), where the functional male and functional female stages of the same individual coincide or overlap, and thereby admit of self-fertilization.

In this connection it is, perhaps, admissible to add a few remarks on a question concerning which there is still considerable difference of opinion among zoologists, the question as to whether hermaphroditism or gonochorism is phylogenetically the more primitive condition in the Metazoa. The majority of zoologists maintain that the Metazoa were originally hermaphrodite and that the dioecious forms have been derived from these by the suppression of one set of reproductive organs, the female individual

having lost its male organs, the male the female organs which it originally possessed. The opposite view, viz. that hermaphroditism is a secondary condition brought about by the acquisition of the organs of the opposite sex in animals originally dioecious or gonochoristic, has been advocated by BEARD ('84), FRITZ MÜLLER ('85) and DELAGE ('84), and more recently by PELSENEER ('94) and MONTGOMERY ('95). To these investigators, especially to BEARD and FRITZ MÜLLER, the Myzostomes appeared to be very important, since they were supposed to present the transitions from gonochoristic to hermaphrodite forms through species with »complemental males«. These last were naturally supposed to represent the evanescent rudiments of a sex whose essential organs had been, so to speak, grafted on to the reproductive organs of the female individual. In species like *M. cirriferum* the male individuals were supposed to have been completely eliminated.

NANSEN's objections to this view ('85, pag. 79 and 80), together with the facts recorded in the present paper, show clearly that the Myzostomes can no longer be used as evidence of the derived nature of hermaphroditism. I do not by any means believe that this withdrawal of the Myzostomes is a death-blow to the general hypothesis of BEARD and FRITZ MÜLLER; on the contrary, the evidence still remaining, especially that contained in the latter author's paper and in PELSENEER's interesting contribution, has considerable weight and is calculated to shake our faith in the older and wider spread doctrine of the phylogenetic derivation of gonochorism from hermaphroditism[1].

---

[1] The advocates of this older view have always laid considerable stress on the hermaphrodite characters of the embryos of gonochoristic animals. This subject, it seems to me, is in urgent need of thorough and critical reinvestigation. The facts themselves are far from being satisfactorily established, and the use of terms is often very loose and unscientific. To give only two instances: the stage of sexual neutrality or indifference in the embryos of gonochoristic animals is often called hermaphrodite. But we are not justified in using this term to describe the undifferentiated sexual Anlage which may be converted under certain conditions, as yet very imperfectly known, into a male and under other conditions into the female reproductive organ. This is perhaps as great an absurdity as to say that water is a compound of ice and vapor, because the liquid is convertible under certain fixed and well known conditions into a solid, and under other conditions quite as definite, into a gas. WATASÉ ('92), too, has called attention to this error.

Then again, several authors, confounding sex and heredity, speak of the cleavage cells of the egg and even of the cells of the adult organism as herma-

Montgomery ('95) has made use of dichogamy in solving this same question. Referring to protandry and protogyny, at pag. 531 he says: »Now we have found that in each phase, the products of the one sex develop earlier than the products of the other sex; accordingly, judging from the well known biogenetic law, that the ontogeny repeats (to some extent at least) the phylogeny, we may logically conclude that the Hermaphroditism of the Metazoa, which present one or another of these phases of sexual development, has been secondarily acquired.« And further on (pag. 531), he becomes more explicit: »There now arises the question: in which sex has the hermaphroditic state been superimposed? In the case of protandric hermaphrodites, since here the male stage appears first in the ontogeny, one must suppose that it has been imposed on the male — that ova have appeared in the testicle, and the individual has thus become hermaphroditic. Similarly, in all cases of Successive Hermaphroditism [1] with perhaps the exception of *Microstomum lineare*, we may consider that here too the Hermaphroditism has been imposed on male individuals. In proterogynic forms on the contrary, the Hermaphroditism has probably been imposed on the female, since here the female stage appears ontogenetically first.«

This is the first attempt to apply the »biogenetic law« to the question at issue, and as such it may not be without interest in these days when some morphologists apply it to everything indiscriminately, and others are becoming more and more cautious in its application. But whatever may be the value of this law in other cases, I believe that it had best have been left unapplied in the present instance. Montgomery overlooks the fact that the animals he is considering are all along hermaphrodite from the first bifurcation of the original sexual Anlage in embryonic life to the time of disappearance of the last spermatozoa — and that hence dichogamy is merely a difference

---

phrodite (Marshall '93, pag. 15; Macfarlane '93, pag. 273 et al.) when they mean that these cells contain morphological elements derived from both parents. Thus they virtually say that the soma of a unisexual organism is hermaphrodite, a statement which illustrates inadmissible looseness in the use of the term. Sex being the faculty of producing eggs or spermatozoa, the ovum or spermatozoon as such cannot be said to have sex.

[1] Montgomery's distinction of three forms of hermaphroditism — successive, protandric and protogynic — is somewhat misleading. The occurrence of both ova and spermatozoa in the same gonad or in different gonads in the same individual does not affect the main question, since both ova and spermatozoa have in either case a separate origin from undifferentiated sexual cells.

in the time of maturation of the reproductive cells, and not in the time of the appearance of the two sexual Anlagen themselves. Therefore protandry and protogyny may very well be due to causes of a purely physiological nature — such as those above referred to — and hence fall within the category of phenomena which we are in the habit of calling cenogenetic. It is, indeed, quite conceivable that the maturation sequence may be the very reverse of the phylogenetic sequence. At any rate, I feel convinced that the maturation sequence cannot be used as a safe criterion for determining whether the male or female forms the original basis for a particular case of hermaphroditism.

Bibliography.

'91. Andrews, E. A., Reproductive Organs in *Diopatra*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 5 1891 pag. 113—122 Pl. 7, 8.

'94. Babor, J. F., Über den Cyclus der Geschlechtsentwicklung der Stylommatophoren. in: Verh. D. Z. Ges. 4. Vers. 1894 pag. 55—61.

'69. Balbiani, G., Sur la constitution et le mode de formation de l'oeuf des Sacculines. in: Compt. Rend. Tome 69 1869 pag. 1320—1324.

'84. Beard, John, On the Life-History and Development of the Genus *Myzostoma* (F. S. Leuckart). in: Mitth. Z. Stat. Neapel 5. Bd. 1884 pag. 544—580 Taf. 31, 32.

'94. —— The Nature of the Hermaphroditism of *Myzostoma*. in: Z. Anzeiger 17. Jahrg. 1894 pag. 399—404.

'86. Böhmig, L., Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. 1. Das Genus *Graffilla* v. Ihering. in: Zeit. Wiss. Z. 43. Bd. 1886 pag. 290—328 Taf. 11, 12.

'93. Braem, F., Zur Entwicklungsgeschichte von *Ophryotrocha puerilis* Mecz. in: Zeit. Wiss. Z. 57. Bd. 1893 pag. 187—223 Taf. 10, 11.

'92. Brauer, Aug., Über das Ei von *Branchipus Grubii* von der Bildung bis zur Ablage. in: Abh. Akad. Berlin Anhang 1892 66 pagg. 3 Taf.

'88. Braun, M., Die Myzostomiden. Zusammenfassender Bericht. in: Centralbl. Bact. Parasitk. 3. Bd. 1888 pag. 183—186, 210—213, 248—252.

'78. Brock, J., Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. in: Morph. Jahrb. 4. Bd. 1878 pag. 505—572 Taf. 28,29.

'86. —— Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderer Organsysteme. in: Zeit. Wiss. Z. 44. Bd. 1886 pag. 333—395 Taf. 22—24.

'76. Bullar, J. F., The Generative Organs of the Parasitic Isopoda. in: Journ. Anat. Phys. London Vol. 11 1876 pag. 118—128 Pl. 4.

'77. Bullar, J. F., Hermaphroditism among the Parasitic Isopoda. Reply to Mr. Moseley's Remarks etc. in: Ann. Mag. N. H. (4) Vol. 19 1877 pag. 254—256.

'94. Bumpus, H. C., On the Fixing of Paraffine Sections to the Slide. in: Amer. Natural. Vol. 28 1894 pag. 721.

'88. Chun, Carl, Die pelagische Thierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. in: Bibl. Z. (Chun & Leuckart) Heft 1 1888 66 pagg. 4 Taf.

'89. —— Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise. in: Sitz. Ber. Akad. Berlin 1889 pag. 519—553 Taf. 3.

'61. Claparède, Ed., Recherches anatomiques sur les Annélides, Turbellariés, Opalines et Grégarines observés dans les Hébrides. in: Mém. Soc. Physiq. Hist. Nat. Genève Tome 16 1861.

'68. —— Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Genève et Bâle 1868.

'73. —— Recherches sur la structure des Annélides sédentaires. Genève etc. 1873.

'88. Cuénot, L., Contribution à l'étude anatomique des Astérides. in: Arch. Z. Expér. (2) Tome Vbis 1888 pag. 1—114 Pl. 1—9.

'87. Cunningham, J. T., On the Structure and Development of the Reproductive Elements in *Myxine glutinosa*, L. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 27 1887 pag. 49—76 Pl. 6, 7.

'53. Davaine, ... Recherches sur la génération des Huîtres. in: Mém. Soc. Biol. Paris Tome 4 1853 pag. 297—339.

'84. Delage, Yves, Evolution de la Sacculine (*Sacculina carcini* Thomps.). in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 2 1884 pag. 417—738 Pl. 22—30.

'53. Ecker, Al., Entwicklungsgeschichte des grünen Armpolypen. Freiburg 1853.

'64. Ehlers, Ernst, Die Borstenwürmer. Leipzig 1864.

'69. Eisig, Hugo, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von *Lymnaeus*. in: Zeit. Wiss. Z. 19. Bd. 1869 pag. 297—321 Taf. 25.

'79. —— Die Seitenorgane und becherförmigen Organe der Capitelliden. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 1. Bd. 1879 pag. 278—342 Taf. 7.

'87. —— Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. in: Fauna Flor Golf. Neapel 16. Monogr. 1887.

'82. Ercolani, G., Dell' adattamento della specie all' ambiente. Nuove ricerche sulla storia genetica dei Trematodi. Mem. 2. in: Mem. Accad. Bologna (4) Tomo 3 1882 pag. 43—111 Pl. 1—3.

'69. Gerbe, J., Recherches sur la constitution et le développement de l'oeuf ovarien des Sacculines. in: Compt. Rend. Tome 68 1869 pag. 460—462.

'77. Graff, Ludwig v., Das Genus *Myzostoma* (F. S. Leuckart). Leipzig 1877.

'82. —— Monographie der Turbellarien. 1. Rhabdocoelida. Leipzig 1882.

'83. —— Verzeichnis der von den United States Coast-Survey Steamers »Hassler« und »Blake« von 1867—1879 gesammelten Myzostomiden. in: Bull. Mus. Comp. Z. Cambridge Vol. 11 1883 pag. 125—133.

'84a. —— in: Carpenter, P. H., On the Crinoids of the N. Atlantic between Gibraltar and the Faeroe Islands, with some Notes on the Myzostomida by Prof. L. v. Graff. in: Proc. R. Soc. Edinburgh Vol. 12 1884 pag. 353—380.

'84b. Graff, Ludwig v., Report on the Myzostomida collected during the Voyage of H. M. S. Challenger during the Years 1873—76. in: Rep. Challenger Exped. Vol. 10 1884 pag. 1—84 Pl. 1—16.

'87. —— Supplement to the preceding. in: Rep. Challenger Exped. Vol. 20 1887 pag. 1—16 Pl. 1—4.

'88. —— Die Annelidengattung *Spinther*. in: Zeit. Wiss. Z. 46. Bd. 1888 pag. 1—66 10 Figg. Taf. 1—9.

'79. Hallez, Paul, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. Lille 1879.

'80. Ihering, H. v., *Graffilla muricicola*, eine parasitische Rhabdocöle. in: Zeit. Wiss. Z. 34. Bd. 1880 pag. 147—174 Taf. 7.

'78. Keller, C., Über Spermabildung bei *Spongilla*. in: Z. Anzeiger 1. Jahrg. 1878 pag. 314—315.

'94. Keller, Jacob, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süßwasserturbellarien. in: Jena. Zeit. Naturw. 28. Bd. 1894 pag. 370—407 Taf. 26—29.

'83. Kennel, J. v., Zur Anatomie der Gattung *Prorhynchus*. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 6. Bd. 1883 pag. 69—90 Taf. 8.

'90. Kingsley, J. S., The Ontogeny of *Limulus*. in: Amer. Natural. Vol. 24 1890 pag. 678; Z. Anzeiger 13. Jahrg. 1893 pag. 536—539.

'92. —— The Embryology of *Limulus*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 7 1892 pag. 35—64 Pl. 5, 6.

'93. —— The Embryology of *Limulus*. Part 2. in: Journ. Morph. Boston Vol. 8 1893 pag. 195—268 Pl. 10—13.

'77. Koren, J., & D. C. Danielssen, Beskrivelse over nye Arter henhörende til Slägten *Solenopus*, samt nogle Oplysninger om dens Organisation. in: Arch. Math. Naturv. Christiania 1877.

'86. Korschelt, Eugen, Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insectenovariums. in: Zeit. Wiss. Z. 43. Bd. 1886 pag. 537—720 6 Figg. Taf. 20—24.

'93. —— Über *Ophryotrocha puerilis* Clap. Metsch. und die polytrochen Larven eines anderen Anneliden (*Harpochaeta cingulata* nov. gen. nov. spec.). in: Zeit. Wiss. Z. 57. Bd. 1893 pag. 224—289 Taf. 12—15.

'84. Kossmann, R., Neueres über Cryptonisciden. in: Sitz. Ber. Akad. Berlin 1884 pag. 457—473; Ann. Mag. N. H. (5) Vol. 14 1884 pag. 1—17.

'46. Krohn, A., Observations sur la génération et le développement des Biphores (*Salpa*). in: Ann. Sc. N. (3) Tome 6 1846 pag. 110—131.

'84. Lang, Arnold, Die Polycladen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. in: Fauna Flora Golf. Neapel 11. Monogr. 1884.

'88—'94. —— Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Jena 1. Abth. 1888 pag. 265; 4. Abth. 1894 pag. 1091.

'83. Lendenfeld, R. v., Über Cölenteraten der Südsee. 2. Mittheilung. Neue Aplysinidae. in: Zeit. Wiss. Z. 38. Bd. 1883 pag. 231—313 Taf. 10—14.

'84. Lessona, M., Sull' anatomia dei Polioftalmi. in: Mem. Accad. Torino (2) Tomo 35 1884 pag. 309—326 Taf.

'54. Leuckart, Rudolph, Zoologische Untersuchungen. 2. Heft. Gießen 1854.

'87. —— Neue Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Lebensgeschichte der Nematoden. in: Abh. Sächs. Ges. Wiss. 22. Bd. 1887 pag. 567—704 3 Taf.

'49. Leydig, Franz, Zur Anatomie von *Piscicola geometrica* mit theilweiser Vergleichung anderer einheimischer Hirudineen. in: Zeit. Wiss. Z. 1. Bd. 1849 pag. 103—134 Taf. 8—10.

'65. —— Über *Phreoryctes Menkeanus* [etc.]. in: Arch. Mikr. Anat. 1. Bd. 1865 pag. 249—294 Taf. 16—18.

'88. Loman, J. C. C., Über den Bau von *Bipalium* Stimpson, nebst Beschreibung neuer Arten aus dem Indischen Archipel. in: Bijdr. Dierkunde Amsterdam 14. Afl. 1888 pag. 61—88 2 Taf.

'42. Lovén, S., *Myzostoma cirriferum* Leuck., ein parasitischer Wurm. in: Arch. Naturg. 8. Jahrg. 1842 pag. 306—314 Taf. 8.

'74. Ludwig, Hubert, Über die Eibildung im Thierreiche. Würzburg 1874.

'93. Macfarlane, J. Muirhead, A Comparison of the Minute Structure of Plant Hybrids with that of their parents, and its bearing on Biological Problems. in: Trans. R. Soc. Edinburgh Vol. 37 1893 pag. 203—286 Pl. 1—8.

'74. Marion, A. F., Recherches sur les Animaux inférieurs du Golfe de Marseille. 2. Mém. in: Ann. Sc. N. (6) Tome 1 pag. 1—30 Pl. 1, 2.

'93. Marshall, A. M., Vertebrate Embryology. A Textbook for Students and Practitioners. London 1893.

'82. Marshall, William, Über einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolypen und über eine neue Form von *Hydra viridis*. in: Zeit. Wiss. Z. 37. Bd. 1882 pag. 664—702 Taf. 37.

'79. Mayer, Paul, Carcinologische Mittheilungen. 6. Über den Hermaphroditismus bei einigen Isopoden. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 1. Bd. 1879 pag. 165—179 Taf. 5.

'66. Mecznikow, Elias, Zur Entwicklungsgeschichte von *Myzostomum*. in: Zeit. Wiss. Z. 16. Bd. 1866 pag. 236—243 Taf. 13.

'82. Meyer, Ed., Zur Anatomie und Histologie von *Polyophthalmus pictus* Clap. in: Arch. Mikr. Anat. 21. Bd. 1882 pag. 769—823 Taf. 32, 33.

'95. Montgomery, T. H., *Stichostemma eilhardi*, nov. gen. nov. sp. Ein Beitrag zur Kenntnis der Nemertinen. in: Zeit. Wiss. Z. 59. Bd. 1895 pag. 83—146 Taf. 8, 9.

'95. —— On Successive, Protandric and Proterogynic Hermaphroditism in Animals. in: Amer. Natural. Vol. 29 1895 pag. 528—536.

'95. Moore, Percy J., Hermaphroditism of *Prorhynchus*. A preliminary Note. in: Z. Anzeiger 18. Jahrg. 1895 pag. 63—65.

'85. Müller, Fritz, Die Zwitterbildung im Thierreiche. in: Kosmos Leipzig 2. Bd. 1885 pag. 321—334.

'52. Müller, Johannes, Über *Synapta digitata* und die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Berlin 1852.

'85. Nansen, Fridtjof, Bidrag til Myzostomernes Anatomi og Histologi. Bergen 1885. English Résumé pag. 69—80.

'88. —— A Protandric Hermaphrodite (*Myxine glutinosa* L.) amongst the Vertebrates. in: Bergens Mus. Aaresber. for 1887 1888 pag. 5—35 Pl. 1, 2.

'89. Patten, William, The Segmental Sense Organs of Arthropods. in: Journ. Morph. Boston Vol. 2 1889 pag. 600—602.

'90. —— On the origin of Vertebrates from Arachnids. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 31 1890 pag. 317—378 Pl. 23, 24.

'90. Peck, J. T., On the Anatomy and Histology of *Cymbuliopsis calceola.* in: Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 4 1890 pag. 335—353 Pl. 36—39.

'94. Pelseneer, Paul, Hermaphroditism in Mollusca. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 37 pag. 19—46 Pl. 4—6.

'78. Pérez, J., Sur l'oeuf de la Sacculine. in: Bull. Soc. Sc. Physiq. Nat. Bordeaux 1878.

'74. Perrier, Edmond, Etudes sur l'organisation des Lombriciens terrestres. in: Arch. Z. Expér. Tome 3 1874 pag. 330—530 Pl. 12—17.

'92. Prouho, Henri, Sur deux Myzostomes parasites de l'*Antedon phalangium* (Müller). in: Compt. Rend. Tome 115 1892 pag. 846—849.

'82. Roboz, Zoltan v., Beiträge zur Kenntnis der Cestoden. in: Zeit. Wiss. Z. 37. Bd. 1882 pag. 263—285 Taf. 17, 18.

'87. Rywosch, D., Über die Geschlechtsverhältnisse und den Bau der Geschlechtsorgane der Microstomiden. in: Z. Anzeiger 10. Jahrg. 1887 pag. 66—69.

'89. —— Die Geschlechtsverhältnisse des *Microstoma lineare.* in: Sitz. Ber. Nat. Ges. Dorpat 8. Bd. 1889 pag. 439.

'87. Schmidt, Ferd., Eine neue Species des Genus *Graffilla* (v. Ihering). in: Sitz. Ber. Nat. Ges. Dorpat 8. Bd. 1887 pag. 144—146.

'57. Schmidt, O., Zur Kenntnis der Turbellaria rhabdocoela und einiger anderer Würmer des Mittelmeeres. in: Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien 23. Bd. 1. Abth. 1857 pag. 347—349 Taf. 4.

'54. Schultze, M., Bericht über einige im Herbst 1853 an der Küste des Mittelmeeres angestellte zootomische Untersuchungen. in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg 4. Bd. 1854 pag. 225—227.

'57. Semper, Carl, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Gattung *Myzostoma* Leuck. in: Zeit. Wiss. Z. 9. Bd. 1857 pag. 48—64 Taf. 3, 4.

'76. —— Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. 3. Strobilation und Segmentation. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 3. Bd. 1876 pag. 115—404 Taf. 5—15.

'71. Siebold, C. Th. E. v., Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig 1871.

'79. Spengel, J. W., Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. 1. Die Eibildung, die Entwicklung und das Männchen von *Bonellia.* in: Mitth. Z. Stat. Neapel 1. Bd. 1879 pag. 357—419 Taf. 8—12.

'80. —— Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. 2. Die Organisation des *Echiurus Pallasii.* in: Zeit. Wiss. Z. 34. Bd. 1880 pag. 460—538 Taf. 23—26.

'94. Toyama, Kametaro, On the spermatogenesis of the Silk-Worm. in: Bull. Coll. Agricult. Univ. Tokyo Vol. 2 1894 pag. 125—157 Pl. 3, 4.

'69. Van Beneden, Ed., Sur le mode de formation de l'oeuf et le développement embryonnaire des Sacculines. in: Compt. Rend. Tome 69 1869 pag. 1146.

'70a. —— Réponse à quelques observations de M. Balbiani sur la constitution et le mode de formation de l'oeuf des Sacculines. in: Compt. Rend. Tome 70 1870 pag. 197.

'70b. —— Recherches sur l'embryogénie des Crustacés. 3. Développement de l'oeuf et de l'embryon des Sacculines (*Sacculina carcini* Thomps.). in: Bull. Acad. Belg. (2) Tome 29 1870 pag. 99—112 Pl.

'55. Van Beneden, P. J., Sur les organes sexuels des Huîtres. in: Compt. Rend. Tome 40 1855 pag. 547—548.
'78. Vejdovsky, Franz, Beiträge zur Kenntnis der Tomopteriden. in: Zeit. Wiss. Z. 31. Bd. 1878 pag. 81—100 Taf. 6, 7.
'84. —— System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884.
'92. Watasé, Sho, On the Phenomena of Sex-Differentiation. in: Journ. Morph. Boston Vol. 6 1892 pag. 481—493.
'85. Weismann, Aug., Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885.
'94. Wheeler, W. M., Protandric Hermaphroditism in *Myzostoma*. in: Z. Anzeiger 17. Jahrg. 1894 pag. 177—182.
'75. Willemoes-Suhm, R. v., Von der Challenger-Expedition. Briefe an C. Th. v. Siebold. 3. in: Zeit. Wiss. Z. 25. Bd. 1875 pag. 25—46.
'92. Wirén, A., Studien über die Solenogastres. 2. in: Kongl. Svenska Akad. Handl. 25. Bd. N. 6 1892.
'91. Zur Strassen, Otto, Über *Filaria rigidia*. in: Z. Anzeiger 14. Jahrg. 1891 pag. 437—439.

Explanation of the Plates 10—12.

Reference Letters.

ac.n nuclei of accessory cells.
ac.o oral sucker.
ac.v ventral sucker.
am parasitic Amoeba.
an anus.
c food-particles.
cl cloaca.
coe coelom (body-cavity).
cr cirrus.
ex.p excretory pore.
f fissures in the ovary.
gd gonad.
gr deeply staining granules.
int intestine.
int.ep intestinal epithelium.
int.r intestinal ramification.
juv young Myzostome.
l.l lateral edges of the body.
mm manubrium.
ms muscles.
neph nephridium.
n.gl nuclei of gland-like cells.
n.n zone of small nuclei.
nv ventral ganglion.
o ovum.
o.a ovum just attached to peritoneal epithelium.
o.m ovum migrating through the body-cavity.
oog oogonia dividing.
o.ut orifice of the uterus.
ov ovary.
ov.a anterior ovary.
ov.p posterior ovary.
p parapodium.
par parenchyma.
pen penis.
p.ep peritoneal epithelium.
pg pigment.
ph pharynx.
pst boss of the segmental sac of *M. platypus*.
q pharyngeal tissue drawn into the ventral sucker of *Distoma myzostomatis*.
r ring enclosing the boss of the segmental sac.
sep septum.
s.m smooth muscle cells.

sp mature spermatozoa.
spc spermatocytes dividing.
spg spermatogonia.
spg.p spermatogonia dividing.
st seta.
st.c gland-cell which secretes the seta.
str striated zone.
s.v ventral body-wall.
ts testes.
ut »uterus«.
v.s vesiculae seminales.
ver small wart-like projections of the dorsal integument.
y yellow concretions.
z thickening in the mid-ventral line of *M. platypus*.

Plate 10.

Myzostoma cirriferum Figs. 1—17; *M. circinatum* Fig. 18; *M. glabrum* Fig. 19—23.

Fig. 1. Median portion of a horizontal section through the region of the ovaries of a *M. cirriferum* 1.25 mm long. GUNDLACH obj. $1^2/_3$ inch; ZEISS oc. 3 = 100 ×.
Fig. 2. Median portion of a horizontal section through the region of the ovaries of a *M. cirriferum* 1 mm long. GUNDLACH obj. $1^2/_3$ inch; ZEISS oc. 3 = 100 ×.
Fig. 3. Transverse section through the middle of the body of a *M. cirriferum* 0.6 mm long. GUNDLACH obj. $1^2/_3$ inch; ZEISS oc. 3 = 100 ×.
Fig. 4. Transverse section through the anterior pair of ovaries of a *M. cirriferum* 1.75 mm long. GUNDLACH obj. $1^2/_3$ inch; ZEISS oc. 3 = 100 ×.
Fig. 5. Median sagittal section of a *M. cirriferum* 1.75 mm long. GUNDLACH obj. $1^2/_3$ inch; ZEISS oc. 3 = 100 ×.
Fig. 6 a—c. Stages in the early growth of the ovum of *M. cirriferum* (corrosive subl. hardening). ZEISS hom. immer. $^1/_{12}$; oc. 3 = 730 ×.
Fig. 7. Five young ova of the same species, hardened in picroacetic acid. ZEISS hom. immers. $^1/_{12}$; oc. 3 = 730 ×.
Fig. 8. A young ovum of the same species. Picroacetic acid. ZEISS hom. immers. $^1/_{12}$; oc. 3 = 730 ×.
Fig. 9. Somewhat older ovum of *M. cirriferum*. Picroacetic acid. ZEISS hom. immers. $^1/_{12}$; oc. 3 = 730 ×.
Fig. 10. Ovum in about the same stage as Fig. 9. Picroacetic acid. ZEISS hom. immers. $^1/_{12}$; oc. 3 = 730 ×.
Fig. 11. Older ovum still showing the enlarged contours of the accessory nuclei. Picroacetic acid. ZEISS hom. immers. $^1/_{12}$; oc. 3 = 730 ×.
Fig. 12. Young ovum with two nucleoli. Picroacetic acid. ZEISS hom. immers. $^1/_{12}$; oc. 3 = 730 ×.
Fig. 13. Older ovum with pieces of a spermatozoon in its cytoplasm. Picroacetic acid. ZEISS hom. immers. $^1/_{12}$; oc. 3 = 730 ×.
Fig. 14. Older ovum with two nucleoli. Picroacetic acid. ZEISS hom. immers. $^1/_{12}$; oc. 3 = 730 ×.
Fig. 15. Mature ovum. Picroacetic acid. ZEISS hom. immers. $^1/_{12}$; oc. 3 = 730 ×.
Fig. 16. Transverse section of a *M. cirriferum* 0.35 mm long. ZEISS hom. immers. $^1/_{12}$; oc. 2 = 530 ×.
Fig. 17. Next section to the one represented in Fig. 16. ZEISS hom. immers. $^1/_{12}$; oc. 2 = 530 ×.
Fig. 18. *Myzostoma circinatum* n. sp. seen from the ventral surface. 10 ×.
Fig. 19. Transverse section through the region of the ovaries of a *M. glabrum* 1 mm long and attached to the disc of the *Antedon*. GUNDLACH obj. $1^2/_3$ inch; ZEISS oc. 3 = 100 ×.

Fig. 20. Horizontal section through the region of the ovaries in a specimen of *M. glabrum* 1.25 mm long. Specimen attached to the disc of the *Antedon*. GUNDLACH obj. $1^2/_3$ inch; ZEISS oc. 3 = 100 ×.

Fig. 21. Transverse section through one of the ovaries of Fig. 19 enlarged. ZEISS hom. immers. $^1/_{12}$; oc. 1 = 385 ×.

Fig. 22 a—e. Five oogonia of *M. glabrum* dividing. ZEISS hom. immers. $^1/_{12}$; oc. 3 = 730 ×.

Fig. 23 a—h. Seven stages in the development of the oocyte of *M. glabrum*, hardened in corrosive sublimate. ZEISS hom. immers. $^1/_{12}$; oc. 3 = 730 ×.

Plate 11.

M. glabrum Figs. 24 and 25; *M. platypus* Figs. 26—30; *M. belli* Figs. 31—34; *M. cryptopodium* Figs. 35—37.

Fig. 24. Horizontal section through the ovary and adjacent body-cavity ramifications of *M. glabrum*, showing the migration and attachment of the ova. Length 1.25 mm; specimen from the disc of the *Antedon*. ZEISS obj. D.; oc. 3 = 325 ×.

Fig. 25. Transverse section through the middle of the body of a specimen of *M. glabrum* 0.35 mm long, attached to the back of an older Myzostome. ZEISS obj. D.; oc. 3 = 325 ×.

Fig. 26. Dorsal view
Fig. 27. Ventral view } of *M. platypus*. 10 ×.

Fig. 28. Transverse section through the middle of the body of *M. platypus*. GUNDLACH obj. 1 inch; ZEISS oc. 3 = 45 ×.

Fig. 29. Sagittal section of one of the segmental sacs of *M. platypus*. GUNDLACH obj. $1^2{}_3$ inch; ZEISS oc. 2 = 65 ×.

Fig. 30. Portion of the boss of the sac represented in Fig. 29 more highly magnified. ZEISS hom. immers. $^1/_{12}$; oc 2 = 530 ×.

Fig. 31. Dorsal view
Fig. 32. Ventral view } of *M. belli*, n. sp. 10 ×.

Fig. 33. Transverse section through the region of the ovaries in *M. belli*. GUNDLACH obj. $1^2/_3$ inch; oc. 2 = 65 ×.

Fig. 34. Transverse section of ano vary of *M. belli*. ZEISS obj. E.; oc. 2 = 390 ×.

Fig. 35. Lateral view
Fig. 36. Dorsal view } of *M. cryptopodium*. n. sp. 10 ×.

Fig. 37. Transverse section through the region of the ovaries of *M. cryptopodium*. GUNDLACH obj. $1^2/_3$ inch; ZEISS oc. 1 = 50 ×.

Plate 12.

M. belli Fig. 38; *M. eremita* Figs. 39 and 40; *M. pulvinar* Figs. 41—50; *Distoma myzostomatis* Fig. 51; *Amoeba myzostomatis* Figs. 52—56.

Fig. 38. Section through the ovary of *M. belli*. ZEISS obj. E.; oc. 2 = 390 ×.

Fig. 39. Dorsal view
Fig. 40. Ventral view } of *M. eremita*, n. sp. 10 ×.

Fig. 41. Dorsal view of an adult specimen of *M. pulvinar* with two young attached at *juv*. 10 ×.

Fig. 42. Ventral view of the same specimen showing one young individual attached. 10 ×.

Fig. 43. Young *M. pulvinar* (functional male) taken from the back of a large specimen and mounted in balsam. 13 ×.

Fig. 44. Transverse section of a *M. pulvinar* 2.5 mm long, through the region of the ovaries. GUNDLACH obj. 1 inch; ZEISS oc. 3 = 45 ×.

Fig. 45. Transverse section of one of the ovaries of Fig. 44 enlarged. ZEISS obj. D; oc. 2 = 240 ×.

Fig. 46. Transverse section through a young *M. pulvinar* (functional male) 0.7 mm long, in which there are as yet no traces of ovaries or nephridia. GUNDLACH obj. 1²/₃ inch; ZEISS oc. 2 = 65 ×.

Fig. 47. Transverse section through a young specimen of *M. pulvinar* 0.825 mm long. Ramifications of the intestine appearing. GUNDLACH obj. 1²/₃ inch; ZEISS oc. 3 = 100 ×.

Fig. 48. Transverse section through a young specimen of *M. pulvinar* 0.8 mm long. Hermaphrodite stage. GUNDLACH obj. 1²/₃ inch; ZEISS oc. 3 = 100 ×.

Fig. 49. The ovaries of Fig. 48 enlarged. ZEISS hom. immers. obj. 1/12; oc. 2 = 530 ×.

Fig. 50. Transverse section through the intestine of a young *M. pulvinar* 0.825 mm long, showing the nephridia. ZEISS hom. immers. 1/12; oc. 2 = 530 ×.

Fig. 51. Piece of a section through the pharynx of *M. platypus*, showing two young specimens of *Distoma myzostomatis*. ZEISS obj. D.; oc. 2 = 240 ×.

Figs. 52—55. Sections of eggs from the body-cavity of *M. glabrum*, showing *Amoeba myzostomatis* in the process of perforating them. ZEISS hom. immers. obj. 1/12; oc. 3 = 730 ×.

Fig. 56. Section of the ovary of *M. glabrum*, showing two free Amoebae. ZEISS hom. immers. obj. 1/12; oc. 3 = 730 ×.

Fig. 57. Diagram to illustrate the sexual phases of *M. glabrum* and allied species. For explanation see pages 288 and 289.

Fig. 58. Diagram to illustrate the sexual phases of *M. pulvinar* and the cysticolous Myzostomidae. Eor explanation see page 289.

University of Chicago, Ill., U. S. A., June 1st, 1895.

Über Schleimfärbung.

Von

Paul Mayer.

In den folgenden Zeilen beabsichtige ich nur rein mikrotechnische Mittheilungen zu machen und gehe absichtlich auf die Fragen nach der feineren Beschaffenheit des thierischen Schleimes, nach der Entstehung, dem Bau und der Function der Becherzellen etc. nicht ein, obwohl die Versuchung dazu selbst nach den Arbeiten von Paneth, Bizzozero u. A. m. nahe genug liegen möchte. Der Leser findet also lediglich Angaben über die meisten Farbstoffe, die bisher zum Schleimfärben verwendet worden sind, und über ihre Wirksamkeit, ferner die Vorschriften zu neuen Färbmitteln, sowie eine neue Methode zum Schnellfärben von Paraffinschnitten, endlich einige allgemeine Erörterungen über Schleim und Mucin.

Auch in der oben angegebenen Beschränkung erfreut sich leider mein Thema einer ausgedehnten Litteratur; zum Glück liegen gute Zusammenstellungen der früheren Arbeiten bei Paneth und Hoyer vor, wenigstens so weit die Vertebraten in Betracht kommen.

Ich bespreche zunächst die sogenannten Hämatoxyline, dann die Theerfarben, endlich meine neue Carminlösung.

1. Die sogenannten Hämatoxyline.

Wiederholt habe ich darauf hingewiesen, dass das Hämatoxylin allein die Kerne nicht färbe[1], und muss dies nun auch für die Schleime

[1] P. Mayer, Über das Färben mit Hämatoxylin. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 10. Bd. 1891 pag. 170 ff. (pag. 184); Über das Färben mit Carmin, Cochenille und Hämateïn-Thonerde. ibid. 10. Bd. 1892 pag. 480 ff. (pag. 503). — Noch weniger als die thierischen Zellkerne nimmt der thierische Schleim in Lösungen von

constatiren. Stets ist beim Färben die Gegenwart eines anorganischen Salzes erforderlich, z. B. des Eisens, Kupfers, in der Regel aber des Aluminiums, und zwar in diesem Falle entweder des Chlorides oder des Nitrates oder endlich des Sulfates in Gestalt von Alaun. Ferner tritt auch nie das unveränderte Hämatoxylin, sondern nur seine Oxydationsstufe, das Hämateïn, in die Farbe ein. Es wäre daher gut, wenn endlich eine exactere Bezeichnung allgemein Platz griffe; man sollte sagen: Färbung mit Hämateïn-Thonerde nach Böhmer, nach Ehrlich etc., oder mit Hämalaun, Hämacalcium etc.

Speciell zur Färbung des Schleimes hat man sich, so viel ich weiß, immer der Combinationen von Hämateïn mit Thonerde bedient, leider aber häufig genug jede genaue Angabe über die Beschaffenheit der Lösung unterlassen. So auch Hoyer, dem wir doch eine sehr ausführliche Arbeit über Schleimfärbung verdanken. Er drückt sich nämlich über die Verwendung der »Hämatoxylinlösungen« dabei kurz etwa folgendermaßen[1] aus. Ihre Zusammensetzung und Wirkungsweise sei nicht beständig genug, denn »um die specifische Tinction zu erzielen, bedarf es einer gewissen Reifung der Lösung; bei Bildung stärkerer Niederschläge geht dagegen die mucinfärbende Eigenschaft allmählich wieder verloren«. Ähnlich pag. 313, wo es von den »alaunhaltigen Hämatoxylinlösungen« heißt, die »metachromatische Tinction konnte durch die demselben Gefäße entnommene Lösung in späterer Zeit nicht mehr erzielt werden«.

Gegen diese Auffassung von Hoyer habe ich bereits früher[2]

Hämateïn oder Carminsäure eine Färbung an, und auch jene erlangen nur die ganz schwache diffuse, welche direct von der Imbibition herrührt und durch Auswaschen mit Wasser oder Alkohol größtentheils wieder entfernt werden kann. Vorausgesetzt wird dabei allerdings, dass man durch die Conservirung nicht eigens Stoffe in die Gewebe, speciell die Kerne oder den Schleim, geschafft hat, die vorher noch nicht darin waren; am besten eignet sich daher für diese Frage die Conservirung in reinem Alkohol. Die Kerne mancher Pflanzen verhalten sich allerdings, wie ich auch aus eigener Erfahrung weiß, in so fern anders, als sie mit Hämateïn (oder nach der Methode von F. Schmitz mit Hämatoxylin unter dem Einflusse der Luft) leidliche Färbungen geben können, aber in den Geweben der Pflanzen ist ja Thonerde vorhanden, die in den thierischen bisher nicht nachgewiesen worden ist.

[1] H. Hoyer, Über den Nachweis des Mucins in Geweben mittels der Färbemethode. in: Arch. Mikr. Anat. 36. Bd. 1890 pag. 310 ff. (pag. 365).

[2] Hämatoxylin (citirt oben pag. 303 Anm. 1) pag. 178 Anm. 1. Vielleicht in zu scharfer Form, im Wesen jedoch mit Recht, zumal so weit die Carminlösungen in Frage kommen.

opponirt, aber nur nebenher; jetzt muss ich ausführlicher darauf eingehen. Bedauerlich ist es zunächst, dass Hoyer nicht angiebt, welche Lösungen er benutzt hat, denn eine praktische Controlle seiner Angaben wird dadurch unmöglich gemacht. Ferner spricht er sich so unbestimmt aus, dass er anscheinend Recht hat. Wenn nämlich eine Farblösung allmählich starke Niederschläge absetzt, in denen in unserem Falle bekanntlich die meiste Farbe enthalten ist, so kann von der Lösung selber kaum noch verlangt werden, dass sie ordentlich färbe; und wenn andererseits das Hämatoxylin sich noch nicht zu Hämateïn oxydirt hat, so kann die Lösung ebenfalls nicht färben. Hoyer sagt also eigentlich nur, eine gewisse Reifung sei erforderlich, aber das ist selbstverständlich; er präcisirt hingegen nicht, welchen Grad sie erreicht haben muss, und hierauf kommt es doch eben an.

Ich habe, um die Frage nach der Reifung beantworten zu können, nach der Vorschrift von Rawitz[1] eine Lösung angefertigt von 1 g Hämatoxylin, 1 g Alaun, 35 ccm Glycerin und 65 ccm dest. Wasser. Nach einigen Wochen sah sie violett aus, und es ließ sich bereits gut damit färben, denn ein geringer Theil des Hämatoxylins war inzwischen zu Hämateïn geworden. Zum Vergleich habe ich damals und auch mehrere Monate später mit ihr und mit verschiedenen Lösungen von Hämateïn und Alaun operirt, wo also die sogenannte Reifung nicht mehr abgewartet werden muss, und zwar an mancherlei Schleim von Vertebraten und Mollusken. Da hat sich denn Folgendes ergeben:

1. enthält die Lösung freie Säure — z. B. Essigsäure, wie mein saures Hämalaun oder die Lösung von Ehrlich — so färbt sie in der Regel den Schleim nicht;

2. enthält sie relativ viel Alaun — 5%, wie mein Hämalaun, oder gar noch mehr — so färbt sie ihn in der Regel ebenfalls nicht;

3. enthält sie relativ wenig Alaun, aber viel Hämateïn, so färbt sie manche Art Schleim, aber sie tingirt auch die Kerne stark. Dies ist der Fall bei der Lösung von Rawitz, die ja nur 1% Alaun, dagegen bald schon im Verhältnis zum Alaun sehr viel Hämateïn

[1] B. Rawitz, Leitfaden für histiologische Untersuchungen. Jena 1. Aufl. 1889 pag. 42; 2. Aufl. 1895 pag. 62. — Die Lösung wird im Laufe der Zeit rothviolett, ein Zeichen, dass sich für die geringe Menge Alauns zu viel Hämateïn gebildet hat.

enthält. Wie wenig es aber dessen bedarf, lehrt die Erfahrung, dass ein mit Wasser verdünntes Hämalaun, wenn es mit dem doppelten Quantum Hämateïn bereitet ist, bereits den Schleim lebhaft färbt, welchen das gewöhnliche Hämalaun ungefärbt lässt. Wendet man dies auf die Lösung von Rawitz an, die wegen ihres geringen Gehaltes an Alaun (1 %) als Fünftel-Hämalaun bezeichnet werden könnte, so brauchen von dem 1 g Hämatoxylin nur 2 Centigramm[1] zu Hämateïn oxydirt zu sein, um wohl die Kerne zu färben, nicht aber bereits den Schleim; und ist dann die Oxydation auf das Doppelte[2] fortgeschritten, so wird auch der Schleim gefärbt;

4. in schwierigeren Fällen habe ich die Lösung von Rawitz auf $^1/_5$—$^1/_{10}$ verdünnt anwenden müssen. War hierzu destillirtes Wasser[3] genommen, so färbte sich der Schleim vortrefflich, nicht hingegen, wenn Alaunlösung verwandt wurde, wie denn auch vorher gefärbter Schleim beim Einlegen in Alaunlösung wieder entfärbt wird. Auch hieraus geht hervor, dass die Gegenwart von viel Alaun schädlich wirkt. Offenbar ist hieran aber nicht die Thonerde Schuld, sondern die saure Eigenschaft des Alauns. Wenigstens habe ich Schleim, der sich sonst absolut nicht mit Hämateïn-Thonerde färben wollte, durch vorsichtiges Neutralisiren einer solchen Farblösung mit Brunnenwasser oder essigsaurem Kali gut gefärbt. Allerdings war dazu eine Lösung erforderlich, die relativ noch mehr Hämateïn ent-

[1] In 100 Cubikcentimetern meines Hämalauns steckt nur 0,1 g Hämateïn, also dieselbe Quantität Fünftel-Hämalaun würde nur 0,02 g Hämateïn enthalten. Man ersieht leicht, welche Verschwendung von Material sich die Vorschriften zu solchen Hämatoxylinlösungen zu Schulden kommen lassen.

[2] Man färbt daher mit einer Lösung von 0,04 g Hämateïn und 1 g Alaun in 100 ccm Wasser (oder Wasser + Glycerin) den Schleim sofort und braucht nicht erst Wochen lang auf die Reifung zu warten. Indessen hält sich obige Lösung nicht lange und hat so nur für die Theorie der Färbung einigen Werth.

[3] Ganz richtig färbt daher auch R. v. Seiller (Über die Zungendrüsen von *Anguis* [etc.]. in: Arch. Mikr. Anat. 38. Bd. 1891 pag. 177 ff.) mit stark verdünnter Delafield'scher Lösung (3—4 Tropfen auf 100 ccm dest. Wasser, 12—15 Stunden lang). Allerdings ist dann nur schwierig eine Überfärbung und das nachträgliche vorsichtige Auswaschen mit saurem Alkohol zu vermeiden. Ganz vor Kurzem, während obige Zeilen schon geschrieben waren, sind ferner Rawitz (Über eine Modification in der substantiven Verwendung des Hämateïns. in: Anat. Anzeiger 11. Bd. 1895 pag. 301 ff.) und Israel (Zur Verwendung stark verdünnter Hämatoxylinlösungen. ibid. pag. 454 ff.) für die Nützlichkeit sehr starker Verdünnungen eingetreten, allerdings nicht speciell für Schleimfärbung.

hielt, aber sich zur Schleimfärbung so lange untauglich erwies, wie sie noch nicht neutralisirt war[1].

Aus dem Gesagten scheint mir klar hervorzugehen, dass es sich bei der sogenannten Reifung in unserem Falle nicht nur um eine Oxydirung des Hämatoxylins zu Hämateïn, sondern auch um eine allmähliche Abschwächung der anfänglich sauren Reaction des Alauns (durch das kohlensaure Ammoniak der Luft, vielleicht auch durch die Alkalien des Glases) handelt. Aber es ergiebt sich zugleich gegen Hoyer, dass die Schleimfärbung[2] nicht etwa an das Vorhandensein von noch nicht umgewandeltem Hämatoxylin oder von Stufen zwischen diesem und dem Hämateïn gebunden ist, vielmehr sich mit Hämateïn eben so gut und oft auch bequemer ausführen lässt.

Bei weiteren Versuchen mit Hämateïn habe ich eine Mischung ausfindig gemacht, die auch in schwierigen Fällen den Schleim schnell und intensiv färbt. Statt des Alauns mit seiner doch ziemlich stark sauren Reaction nehme ich Chloraluminium, nämlich Hämateïn 0,2 g, Chloraluminium 0,1 g, Glycerin 40, destillirtes Wasser 60 ccm. Man zerreibt am besten in einem kleinen Mörser das Hämateïn mit einigen Tropfen Glycerin und fügt dann erst die übrigen Substanzen zu. Ein Filtriren ist kaum nöthig.

Diese Lösung — sie sei kurz Muchämateïn[3] genannt — färbt

---

[1] Die Vorschrift zu dieser Lösung lautet: Hämateïn 0,1 g, zu lösen in 40 ccm Glycerin, dazu 0,6 g Alaun in 60 ccm Wasser gelöst. Setzt mit der Zeit stark ab. Man neutralisire aber möglichst vorsichtig, also mit ganz schwacher Lösung von essigsaurem Kali, und auch nur so weit, bis die anfänglich ins Rothe spielende Farbe in Violett übergeht; nicht aber bis zu Blauviolett, denn alsdann ist der Farbstoff schon im Ausfallen begriffen.

Diese Flüssigkeit ist ebenfalls entbehrlich, da die gleich zu nennende schon ohne Neutralisirung selbst schwierige Arten von Schleim rasch und gut färbt. Ich erwähne sie überhaupt nur, um eine Prüfung meiner Angaben zu ermöglichen.

[2] Eine Untersuchung ähnlicher Art über das Verhalten des Schleimes »zu den verschiedenen, gebräuchlichsten Hämatoxylinarten« stellte in einer kurzen Auslassung gegen G. Bizzozero J. Schaffer (Beiträge zur Histologie menschlicher Organe [etc.]. in: Sitz. Ber. Akad. Wien 100. Bd. 3. Abth. 1892 pag. 440 ff.; Citat pag. 473) seiner Zeit in Aussicht, aber sie ist bisher nicht erschienen. Bizzozero bemerkt übrigens (Sulle ghiandole tubulari del tubo gastro-enterico [etc.]. in: Atti Accad. Torino Vol. 24 1889 pag. 110 ff.) mit Recht: »Le tinture d'ematossilina preparate con diverse formole hanno diversa affinità pel muco« (pag. 114), geht indessen nicht weiter darauf ein.

[3] Ich möchte befürworten, dass man diese und andere Bezeichnungen, z. B.

meist ungemein schnell; namentlich die Schleimpfröpfe in den Becherzellen werden sofort tief blau, während Kerne und Plasma selbst nach vielen Stunden noch fast gar keine Farbe angenommen haben. (Celloidin wird freilich mitgefärbt, aber das geschieht in der Lösung von Rawitz auch. — Die Kerne färbt man zweckmäßig vorher mit Paracarmin.) Nur bei ganz schwierigen Objecten habe ich sie stark mit Wasser verdünnen müssen, und dann verhielt sie sich ähnlich wie die verdünnte Lösung von Delafield (s. oben pag. 306 Anm. 3), d. h. sie färbte auch Plasma und Kerne mit, indessen nicht so stark, dass man mit saurem Alkohol hätte auswaschen müssen.

Wie ich so eben für die wässerigen Lösungen gezeigt zu haben glaube, dass die Färbung des Schleimes nicht lediglich von der Gegenwart des Hämateïns und eines Thonerdesalzes, sondern auch von der Beschaffenheit der übrigen Ingredienzien der Lösung abhängt, so habe ich schon in meiner ersten kleinen Schrift über das Hämateïn[1] für die spirituösen Mischungen dargelegt, dass die Zuthaten eine außerordentlich wichtige Rolle spielen. Dies halte ich nach erneuten Versuchen auch jetzt noch aufrecht. Eine Lösung von 0,2 g Hämateïn und 0,1 g Chloraluminium in 100 ccm Alkohol von 70 % mit Zusatz von 2 Tropfen Salpetersäure[2] habe ich beinahe 2 Jahre stehen; sie färbt noch immer den Schleim ungemein rasch und zuverlässig, ist also, wenn man wässerige Lösungen vermeiden möchte, sehr zu empfehlen. Verdünnt man nun diese Lösung mit einer reichlichen Menge von Chlorcalciumlösung (10 %ig in Alkohol von 70 %), so färbt sie den Schleim nicht, verdünnt man sie dagegen mit ebenso viel reinem Alkohol, so thut sie es wohl. Also trotz des Vorhandenseins der Componenten der Farbe — Hämateïn und Thonerdesalz — kommt keine Färbung zu Stande, wenn gewisse Salze zugegen sind, wie ich dies schon damals für Chlorammonium, Chlornatrium, Chlorlithium, Chlormagnesium, Chlorcalcium und salpetersaures Ammoniak festgestellt habe. Ich betone

---

Hämalaun, Paracarmin etc. in die fremden Sprachen unverändert aufnähme. Wer erkennt wohl im italienischen Emallume das Hämalaun wieder?

[1] Mayer, Hämateïn (citirt oben pag. 303 Anm. 1) pag. 178—179.

[2] Die Säure ist nicht absolut nöthig, aber sie macht die Lösung haltbarer und lässt es nicht zu, dass auch das Plasma sich färbt, localisirt also die Tinction fast ganz auf den Schleim. Ich rathe übrigens an, zunächst nur 1 Tropfen Salpetersäure zuzusetzen und die Probe auf die Färbekraft zu machen; die Tropfen fallen nämlich aus verschiedenen Gläsern nicht gleich groß aus.

dies ganz besonders, weil neuerdings RAWITZ[1] das »Hämatoxylin (Hämateïn) bei substantiver Anwendung geradezu als ein mikrochemisches Reagens auf Mucin angesehen« wissen will; dies ist, wie man sieht, unrichtig.

Es seien mir, bevor ich zu der Besprechung der Theerfarben übergehe, noch einige Worte über die Haltbarkeit der sogenannten Hämatoxylinlösungen gestattet. Bekanntlich setzen die meisten nach einiger Zeit bedeutende Quantitäten eines dunklen Stoffes auf dem Boden der Flaschen ab; zugleich oder schon früher entsteht auf der Oberfläche der Flüssigkeit eine Haut, und auch am Glase selber bildet sich je nach seiner Beschaffenheit eine dickere oder dünnere Schicht von dunkler Farbe. Die Lösungen von BÖHMER, DELAFIELD, SANFELICE, GAGE[2] und HANSEN[3], auch mein Hämalaun unterliegen diesem theilweisen Verderben, werden dadurch allmählich an Farbstoff schwächer und müssen auch wohl filtrirt werden. Nun hat zwar vor einigen Jahren UNNA[4] allerlei Mittel gegen diese »Überreife« vorgeschlagen, indessen sind sie doch nicht einfach zu handhaben, und selbst das bequemste, nämlich der Zusatz von Schwefel zur Farblösung, hilft nach meiner Erfahrung auf die Dauer nicht. Dagegen wirkt Glycerin absolut sicher, verlangsamt allerdings die Färbung sehr und macht sie auch

[1] RAWITZ (citirt oben pag. 305 Anm. 1) 2. Aufl. pag. 62. Substantiv färben heißt direct, ohne vorheriges Beizen des Gewebes mit anderen Stoffen, färben. Unter den substantiven Lösungen führt RAWITZ auch mein Hämacalcium auf!

[2] H. GAGE, An aqueous solution of Hematoxylin which does not readily deteriorate. in. Proc. Amer. Micr. Soc. Vol. 14 1893 pag. 125 ff. — Verf. supponirt die Einwirkung von Bakterien und bereitet desswegen seine Lösung mit gekochtem Wasser, setzt ihr auch 2% Chloralhydrat hinzu. Mir ist sie aber rasch verdorben, und GAGE redet selber von der Nothwendigkeit, sie wieder aufzukochen und zu filtriren, da mitunter in ihr Körnchen auftreten; das will doch heißen, dass sie nicht lange klar bleibt. Im Übrigen soll noch erst bewiesen werden, dass an der Zersetzung der Lösungen Spaltpilze Schuld sind. Meine Versuche mit Thymol sprechen nicht dafür.

[3] FR. C. C. HANSEN, Eine schnelle Methode zur Herstellung des BÖHMER-schen Hämatoxylins. in: Z. Anzeiger 18. Jahrg. 1895 pag. 158 ff. Auch HANSEN legt Werth darauf, dass die Lösung »so gut wie keimfrei« sei. Ich kann aber nicht finden, dass sie sich länger hielte als Hämalaun; im Gegentheil, das Mangan begünstigt die Bildung des Niederschlages. Will man übermangansaures Kali zur Oxydation verwenden, so geschieht es weit richtiger, indem man eine alkoholische Lösung von Hämatoxylin kurze Zeit damit in Contact lässt und diese Flüssigkeit, die frei von Mangan bleibt, in der richtigen Menge zur Alaunlösung (5%) setzt.

[4] P. G. UNNA, Über die Reifung unserer Farbstoffe. in: Zeit. Wiss. Mikr. 8. Bd. 1892 pag. 475 ff.

etwas weniger präcis: z. B. färbt sich die Grundsubstanz des Knorpels mit. Will man also ein Hämalaun haben, das auch nach Jahresfrist noch vollkommen klar ist, so braucht man ihm nur Glycerin (im Verhältnis von etwa 40 ccm auf 100 ccm Hämalaun) zuzusetzen. Ich habe aber, um der Verlangsamung der Färbung entgegenzuwirken, nun auch mehr Hämateïn genommen und empfehle unter dem kurzen Namen Glychämalaun folgendes Gemisch: Hämateïn 0,4 g (in einigen Tropfen Glycerin durch Verreiben im Mörser zu lösen), Alaun 5 g, Glycerin 30, dest. Wasser 70 ccm. Es färbt etwa in der Stärke wie die Lösung von Rawitz, aber doch präciser, jedenfalls den Schleim in der Regel nicht und auch das Plasma nur wenig; freilich andererseits nicht ausschließlich die Kerne, wie es das Hämalaun thut. — Leider ist es mir nicht zu ermitteln gelungen, worauf diese theils vortheilhafte, theils unerwünschte[1] Wirkung des Glycerins beruht. Ehrlich[2] lässt bei seiner Lösung die Essigsäure die Bildung von Niederschlägen verhindern, während ich glaube, auch hier spielt das Glycerin (33 Volumprocente) die Hauptrolle[3]. Denn falls nur im Verhältnis zum Hämateïn genug Alaun vorhanden ist, so genügt schon der Zusatz von Glycerin ohne die Säure; andererseits verhindert selbst viele Essigsäure ohne Glycerin nicht die Zersetzung meines Hämalauns, wiewohl sie sie bedeutend verlangsamt.

---

[1] Ich verlange von einem Kernfärbemittel', dass es nur die Kerne färbe; die anderen Substanzen tingire ich lieber besonders und in möglichst abweichenden Tönen. Die gebräuchlichen »Hämatoxyline« (Ehrlich, Delafield) thun dies aber nicht, und Mancher sieht darin vielleicht sogar einen Vorzug. Mir ist die oben erwähnte Nebenwirkung des Glychämalauns nicht angenehm, um so weniger als sie selbst durch einen relativ starken Zusatz von Salzsäure nur gemildert, nicht ganz aufgehoben wird.

[2] P. Ehrlich in: Zeit. Wiss. Mikr. 3. Bd. 1886 pag. 150.

[3] Der Niederschlag, der sich allmählich im Hämalaun bildet, ist zwar in Alaunwasser löslich, nicht aber in Glycerin. Wie Ehrlich angiebt, entsteht er durch die Spaltung des Alauns in freie Säure und ein basisches Thonerdesalz, das mit dem Hämateïn eine unlösliche Verbindung eingeht. Mir scheint daraus zu folgen, dass er dann besonders leicht auftreten wird, wenn relativ wenig Alaun in der Flüssigkeit vorhanden ist, und dann würde selbst die Gegenwart von viel Glycerin seine Bildung nicht verhindern können. So ließe es sich denn auch verstehen, warum die Lösung von Rawitz bei mir bereits in acht Monaten viel abgesetzt hat, ohne aber dadurch ihre sonstigen Eigenschaften eingebüßt zu haben. — Beiläufig sei erwähnt, dass die Vorschrift von E. Hache (Sur une laque à l'hématoxyline; son emploi en histologie. in: C. R. Soc. Biol. Paris (10) Tome 1 1894 pag. 253 u. 369) doch wohl kaum hätte veröffentlicht zu werden brauchen.

2. Die Theerfarben.

Ich beschränke mich hier auf die hauptsächlichsten und lasse weniger gebräuchliche, wie salpetersaures Rosanilin (List) etc., außer Acht.

Methylgrün und **Jodgrün.** Das Jodgrün scheint[1] Ende der siebziger Jahre in die mikroskopische Technik eingeführt worden zu sein. Griesbach lobt es 1882 sehr, fügt jedoch gleich hinzu, es sei bereits »beinahe ganz« vom Methylgrün verdrängt[2] worden, da dieses billiger sei. Speciell für Schleim hat es Griesbach damals noch nicht ausdrücklich empfohlen, wohl aber giebt er an, der violette Farbstoff, welcher daraus durch Zusatz eines Alkalis »oder im Muschelorganismus durch den starken Kalkgehalt der Gewebe und des Blutes« entstehe, sei »die durch Zersetzung entstandene Basis des Salzes«. Er wiederholt[3] diese irrige Behauptung 1886 für das Methylgrün, das schon früher als das Jodgrün (nämlich 1874 durch Calberla) Eingang in die Mikrotechnik gefunden zu haben scheint, unter Berufung auf Calberla[4] und versteigt sich sogar zu dem Schlusse,

---

[1] Fide M. Flesch in: Z. Anzeiger 5. Jahrg. 1882 pag. 554.

[2] Dies mag für die Histologen gelten, nicht aber für die Pathologen, die auch jetzt noch aus guten Gründen das Jodgrün beim Nachweis des Amyloids vorziehen (s. auch unten pag. 325 Anm. 3). Auch die Botaniker scheinen das Jodgrün mit Vorliebe zu brauchen.

[3] H. Griesbach, Weitere Untersuchungen über Azofarbstoffe [etc.]. in: Zeit. Wiss. Mikr. 3. Bd. 1886 pag. 358 ff. (pag. 365).

[4] Calberla hat 1874 das Methylgrün zuerst empfohlen und sagt speciell, Schnitte durch Menschenhaut seien darin polychrom geworden, nämlich die Kerne der Epidermis grünblau bis rein blau, die übrigen Kerne rosaroth bis rothviolett, die Intercellularsubstanz grünblau bis blau. Von reinem Grün redet er gar nicht. Offenbar war sein Methylgrün (als Vert en cristaux von M. B. Vogel in Leipzig bezogen) recht unrein. Lee supponirt statt dessen (in der 3. Auflage seines Vade-Mecum 1893 pag. 75), es habe sich dabei um eine Doppelfärbung mit Eosin gehandelt, allein das würde Calberla wohl um so eher erwähnt haben, als er selber gleich darauf diese Doppelfärbung empfiehlt.

In diesem Falle lässt sich natürlich keine Gewissheit mehr erlangen, da Calberla längst todt ist. Mehr Erfolg habe ich einem anderen Autor gegenüber gehabt. A. Mosso nämlich giebt in seinen »Studi sul sangue Nota 9 Applicazioni del verde metile per conoscere la reazione chimica e la morte delle cellule« (in: Rend. Accad. Lincei Roma Vol. 4 Sem. 1 1888 pag. 419 ff.) folgende Reaction an: mit Methylgrün in schwacher wässeriger Lösung färben sich die Kerne der Blutkörperchen, so lange sie leben, gar nicht, beim Absterben violett und noch später grün. Ähnlich verhalten sich die Flimmerzellen von *Anodonta* und *Unio*. Zur Erklärung dieses Factums, das ich übrigens gar nicht bezweifele, sagt Mosso, die Alkalinität der Zellen zerstöre das Methylgrün, das in sie hin-

die Gewebe verhielten sich sauer genug, um das Methylgrün zu zerlegen und »sich mit der farblosen Basis zu rothen, rothvioletten und blauen Farbstoffsalzen umzusetzen«. Davon kann indessen keine Rede sein, vielmehr erklärt sich die polychrome Färbung einfach durch das Vorhandensein fremder Farbstoffe, besonders des Methylvioletts, im Methylgrün und noch mehr im Jodgrün. In der That haben auch einige Autoren[1] diese einfache Erklärung schon mehr oder minder bestimmt ausgesprochen, und ich kann mich ihnen nur anschließen. Im käuflichen Methylgrün[2] ist stets ein wenig — in schlechten Sorten sogar viel — eines violetten Farbstoffes vorhanden, den man durch Chloroform ohne Weiteres daraus extrahiren und auch dadurch sichtbar machen kann, dass man eine wässerige Lösung mit etwas Alkali versetzt: in der farblos werdenden Flüssigkeit tritt ein violetter Niederschlag auf[3]. Oder man färbt

---

eindringe, und »perciò la colorazione delle cellule in violetto sarebbe un indizio di un' alcalinità meno grande«. Ganz abgesehen davon, dass diese Phrase nicht klar ist, möchte ich nur constatiren, dass im hiesigen Institute sich noch ein Theil des von Mosso damals mitgebrachten Methylgrüns befindet, und dass dieses sehr viel Violett enthält.

Neuerdings erwähnt auch Ph. Knoll (Über die Blutkörperchen bei wirbellosen Thieren. in: Sitz. Ber. Akad. Wien 102. Bd. 3. Abth. 1894 pag. 447), dass die Blutzellen von *Pectunculus* und *Capsa* sich mit Methylgrün sowohl grün als auch blau und violett färben, und möchte diese Farbenunterschiede auf »rege Stoffwechselvorgänge innerhalb dieser Zellen« zurückführen. Ferner hat ähnlich wie Mosso auch V. Grandis (Sulle modificazioni degli epitelii ghiandolari durante la secrezione [etc.]. in: Atti Accad. Torino Vol. 25 1890 pag. 765 ff.; übersetzt in: Arch. Ital. Biol. Tome 14 1890 pag. 160 ff.) Jodgrün zur Erkennung der Reaction der Zellen in den Malpighischen Gefäßen von *Hydrophilus* benutzt: sie färben sich, so lange sie noch leben, violett (der Kern gar nicht), seien also alkalisch. Das Methylgrün sei in diesem Falle nicht empfindlich genug gewesen. Weiter giebt Grandis hierüber nichts an, und auch L. Cuénot (Etudes physiologiques sur les Orthoptères. in: Arch. Biol. Tome 14 1895 pag. 293 ff.), der es in ähnlicher Weise bei Orthopteren angewandt hat, versucht keine Erklärung der Metachromasie.

[1] H. Fol, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie [etc.] Leipzig 1884 pag. 192; P. W. Squire, Methods and Formulae used in the Preparation of Animal and Vegetable Tissues. London 1892 pag. 37; Hoyer (citirt oben pag. 304 Anm. 1) pag. 361.

[2] Ich habe mehrere Sorten zur Verfügung gehabt, darunter auch eine von der Berliner Aktiengesellschaft für Anilinfabrikation.

[3] Nach G. Schultz, Tabellarische Übersicht der künstlichen organischen Farbstoffe 2. Aufl. Berlin 1891 pag. 80 Nr. 283 und 284 müssen beide Arten Grün mit Natronlauge farblos werden. — Ich empfehle folgende sehr einfache Probe: ein Tropfen der Lösung von Jod- oder Methylgrün wird mit einem Glasstabe auf Filtrirpapier gebracht, der grüne Fleck sodann über eine

in einer heißen Lösung Wolle und wäscht sie mit Leitungswasser aus: die anfänglich grüne Wolle wird je nach der Stärke der Verunreinigung des Methylgrüns heller oder dunkler violett. Was vom Methylgrün gilt, gilt in noch höherem Maße vom Jodgrün[1]: es ist stark mit Violett gemischt. Färbt man also Schnitte damit, so sind sie schon von vorn herein nicht rein grün, sondern grünblau; wäscht man sie dann mit Leitungswasser aus, welches das Grün zerstört, so bleibt ein schwaches Violett zurück, und wiederholt man Färbung und Entfärbung, so kann man das Violett recht kräftig machen.

Zur Färbung des Schleimes ist Jodgrün oder Methylgrün von Schiefferdecker, List, Paneth, Hoyer, Bizzozero und vielleicht auch Anderen verwandt worden. Eine ausgesprochene Metachromasie scheint dabei nicht immer aufzutreten. In der Form des Gemisches von Biondi hat jüngst R. Krause[2] das Methylgrün benutzt, giebt aber nichts Näheres darüber an. Ich ziehe, sobald es sich nur um den Schleim handelt, eine einfache Lösung von Methylgrün jener immerhin etwas launenhaften Flüssigkeit vor, obwohl der Contrast zwischen dem Grün des Schleimes und dem Orange des Epithels meist sehr scharf hervortritt, was ja bei Methylgrün allein nicht der Fall sein kann. Im Übrigen liefern die genannten Grüne trotz aller Vorsicht bei ihrer Anwendung doch recht vergängliche Färbungen, die auch in Balsam mitunter schon rasch verblassen. — Hoyer erwähnt (pag. 319) noch einiger anderen Grüne (Methylengrün etc.), aber diese scheinen nichts Besonderes zu leisten.

Methylenblau und **Methylviolett.** Das Methylenblau hat Hoyer mit Erfolg angewandt. Wirklich färbt es auch in dünnen Lösungen den Schleim intensiv und ziemlich dauerhaft, jedoch meist nicht metachromatisch. Über die Metachromasie näheren Aufschluss ertheilt zu haben, ist Unna's Verdienst. Nach ihm[3] kommt sie durch die Gegenwart von Methylenroth und Methylenviolett zu Stande, von denen jenes bereits im käuflichen Farbstoff vorhanden sein, dieses hingegen erst durch Behandlung mit Alkali daraus erzeugt werden muss. Unna hat dieses polychrome Methylenblau viel benutzt

---

offene Flasche mit Ätzammoniak gehalten; er darf nicht violett werden, sondern muss verschwinden. Allerdings so empfindlich wie die im Texte angegebenen Methoden ist diese nicht, sie dürfte aber in der Regel genügen.

[1] Gleichfalls aus verschiedenen Quellen, darunter der eben genannten.

[2] R. Krause, Zur Histologie der Speicheldrüsen. Die Speicheldrüsen des Igels. in: Arch. Mikr. Anat. 45. Bd. 1895 pag. 93 ff. (pag. 95).

[3] Unna, Reifung (citirt oben pag. 309 Anm. 4) pag. 477 ff.

und auch ganz speciell für Schleim empfohlen[1]. Ich kann ihm darin wenigstens in so fern beipflichten, als ich bei Benutzung einer selbst bereiteten Lösung in der That den Schleim roth gefärbt erhalten habe, während die Kerne blau wurden. Dieselbe Sorte Methylenblau (von Höchst) färbte ohne jene Vorbereitung durch Alkalien den Schleim durchaus nicht roth, auch nicht, wenn man der Lösung etwas Alkali hinzufügte oder die gefärbten Schnitte hinterher mit alkalischem Wasser auswusch; vielmehr war zur Erzielung der polychromen Lösung das Abdampfen der Methylenblaulösung unter Zusatz von etwas Alkali und kohlensaurem Alkali durchaus erforderlich[2]. Die Färbung ist fast so schön rothviolett wie mit Thionin, indessen wenig haltbar: in starkem Alkohol geht sie fast ganz wieder verloren, und desshalb hat auch Unna eine eigene Methode zur Entwässerung der Schnitte erfinden müssen, auf die ich unten (pag. 321 Anm. 1) noch zurückkomme. Es ist indessen wohl kaum nöthig, hier näher auf das polychrome Methylenblau einzugehen, weil man die Doppelfärbung (des Schleimes und der Kerne) eben so einfach derart erzielen kann, dass man sich entweder des Methylvioletts oder einer Mischung von relativ viel Methylviolett und wenig Methylenblau in wässeriger Lösung bedient. Ein geringer Zusatz von Essigsäure ist dabei vortheilhaft, und man erhält dann die Kerne schön blau, den Schleim lebhaft violett gefärbt. Allerdings lässt sich auch diese Färbung nicht durch Alkohol hindurch in Balsam überführen.

Methylviolett ist schon relativ früh zur Schleimfärbung verwandt worden. Ich finde übrigens, es lässt in schwierigen Fällen eben so im Stich wie Methylgrün und wie

Thionin und **Toluidinblau.** Jenes wird von Hoyer, der es 1890 zuerst für Schleim angewandt hat, ungemein gerühmt und geradezu als Reagens auf Mucin bezeichnet. Auch wenn man dies nicht zugiebt, so wird man doch Hoyer in seinem Lobe beistimmen müssen, allerdings mit der Einschränkung, dass selbst hier mitunter[3] die

[1] P. G. Unna, Über mucinartige Bestandtheile der Neurofibrome und des Centralnervensystems. in: Monatshefte Prakt. Dermat. 18. Bd. 1894 pag. 57 ff.

[2] In dem Maße wie das Methylenblau polychrom wird, löst es sich in Chloroform auf, was es sonst nicht thut. Methylviolett ist in Chloroform leicht löslich. — Das polychrome Methylenblau, wie es auf Empfehlung von Unna hin die bekannte Leipziger Firma Grübler & Co. liefert, färbt ungemein stark und präcis.

[3] Hoyer räth pag. 324 die Beizung mit Sublimatlösung an. Indessen auch diese kann vergeblich sein, und doch färben sich dieselben Schnitte hinterher noch mit meinem Mucicarmin (s. unten pag. 317). Mit Toluidinblau habe ich

Färbung ganz versagt und überhaupt nur wenig haltbar[1] ist. Wenn sie aber typisch geräth, so tritt sie ungemein scharf hervor. Ich habe Thionin sowohl von Klönne & Müller in Berlin als auch, obwohl es heißt, es sei im Handel nicht mehr zu haben, von E. Merck in Darmstadt erhalten. Jenes stammt indirect von P. Ehrlich, aber das Merck'sche färbt womöglich noch stärker und präciser. Das Toluidinblau (ebenfalls von Hoyer eingeführt) hat sich mir in so fern besser bewährt, als es nicht nur überhaupt intensiver färbt, sondern auch sich in Balsam bringen lässt und darin nicht so leicht verblasst. Bei Thionin ist mir die Überführung in Balsam nur nach den beiden weiter unten (pag. 320 und 321 Anm. 1) zu schildernden Methoden gelungen, aber selbst dann hielt sich das Rothviolett des Schleimes kaum wenige Monate.

Bismarckbraun. Von den Theerfarben möchte ich diese über alle anderen desswegen stellen, weil die Färbungen mit ihr in Alkohol nicht ausgezogen werden und sich auch in Balsam halten. Der Schleim färbt sich meist ganz intensiv braun, viel stärker als die Kerne, aber in demselben Tone. Auch Rawitz[2] lobt es sehr und

---

dieselben Erfahrungen gemacht. — Auch A. Majewski (Über die Veränderungen der Becherzellen im Darmcanal während der Secretion. in: Internation. Monatsschr. Anat. Phys. 11. Bd. 1894 pag. 177 ff.) hat die besten Resultate mit Thionin erzielt, eben so P. Nicoglu (Über die Hautdrüsen der Amphibien. in: Zeit. Wiss. Z. 56. Bd. 1893 pag. 409 ff.), ferner Seidenmann, Green, Warburg u. A. m.

[1] Dies hat außer Nicoglu kürzlich R. Krause constatirt (Speicheldrüsen. citirt oben pag. 313 Anm. 2) und empfiehlt pag. 95, die Schnitte nach der Färbung auf 2—3 Minuten in eine concentrirte wässerige Lösung von Ferrocyankalium zu bringen, dann zu waschen und durch Alkohol in Balsam überzuführen. Allerdings werde dabei das Rothviolett der Schleimzellen mehr zu Roth, auch gehe im Alkohol ein Theil des Farbstoffes verloren. Ich bin trotz mehrfacher Versuche mit dieser Methode zu keinem guten Resultate gekommen, während das polychrome Methylenblau durch nachherige Behandlung mit rothem Blutlaugensalz in der That gut fixirt wird und sich in Balsam bringen lässt (s. Unna, Dies pecifische Färbung der glatten Muskelfasern. in: Monatsh. Prakt. Dermat. 19. Bd. 1894 pag. 533 ff.).

[2] Leitfaden (citirt oben pag. 305 Anm. 1) 2. Aufl. pag. 66. Wie stark die concentrirte Lösung ist, sagt Rawitz nicht. — Nach meinen Versuchen genügen 0,05 Farbstoff in 100 ccm dest. Wasser gewöhnlich. Man muss filtriren, aber das Filter hält ungemein viel Farbstoff zurück, und zwar so fest gebunden, dass er mit Wasser erst dann daraus zu entfernen ist, wenn man dies ansäuert (z. B. mit Essigsäure). Setzt man 4 Filter in einander, so läuft die obige Lösung fast farblos ab. Auf diesen unter Umständen schädlichen Einfluss des Filtrirens habe ich übrigens schon früher (Carmin, citirt oben pag. 303 Anm. 1. pag. 494 Anm. 1) aufmerksam gemacht und sehe jetzt, dass auch Schieffer-decker (Mittheilung betreffend das von mir verwandte Anilingrün. in: Zeit.

verwendet es in concentrirter wässeriger Lösung, worin die Präparate 24 Stunden bleiben sollen. In schwierigen Fällen (Darm von *Homo*) ist dies auch wirklich nothwendig, gewöhnlich aber genügt schon kürzeres Verweilen in schwächerer Lösung. Mitunter fällt die Färbung des Schleimes nicht rein braun, sondern schmutzig ins Schwärzliche aus.

Safranin. Auch dieser Farbstoff ist meist sehr gut zu verwenden, leider aber nicht immer zuverlässig, und es ist mir gleich Paneth[1], Bizzozero[2], Hoyer[3] u. A. m. nicht gelungen, die Ursachen dafür festzustellen. Im besten Falle wird der Schleim lebhaft gelb, während das übrige Gewebe roth ist; zuweilen aber ist auch der Schleim roth, dann freilich etwas intensiver gefärbt als der Rest. Dabei scheint es meist einerlei zu sein, ob man die Lösung[4] rein wässerig oder mit Alkohol von 30% oder 50% macht, eben so, ob sie stark oder schwach ist. Leider hält das Gelb als solches nur in ganz seltenen Fällen (Schleim von *Limax* und *Tapes*) den Transport durch die Alkohole in Balsam aus, und so hat denn auch Bizzozero anfänglich Glycerin oder essigsaures Kali, schließlich dicken Zuckersyrup, der selbst etwas Safranin enthält, angewandt und scheint damit gute Resultate erzielt zu haben. Rawitz[5] giebt an, dass bei »langer Behandlung« Mucin und Knorpelgrundsubstanz violett werden; wolle man dies vermeiden und nur ein leuchtendes Roth haben, so müsse man in sehr verdünnten Lösungen 24 Stunden lang färben. Das habe ich mit meinen Präparaten auch gethan, aber kein gutes Resultat erzielt. Dagegen wird der Schleim sehr scharf und intensiv, allerdings schmutzig violett gefärbt, wenn man sehr concentrirte Lösungen in 30%igem Alkohol über Nacht einwirken lässt

---

Wiss. Mikr. 3. Bd. 1886 pag. 43) es für Methylgrün und Anilingrün gethan hat. — Die Lösung von Bismarckbraun schimmelt nach längerer Zeit, und die Wand der Pilzhyphen ist dann bereits im Leben intensiv braun gefärbt, hält auch die Farbe in Alkohol und Balsam fest.

[1] J. Paneth, Über die secernirenden Zellen des Dünndarm-Epithels. in: Arch. Mikr. Anat. 31. Bd. 1888 pag. 113 ff.

[2] G. Bizzozero, Ghiandole tubulari (citirt oben pag. 307 Anm. 2) pag. 130 und 131, ferner in den Fortsetzungen obiger Arbeit, die im 27. Bd. derselben Zeitschrift erschienen sind. Zuckersyrup: Tomo 27 1891 pag. 325. — Ähnlich wie Bizzozero hat auch D. Bossalino (Contributo allo studio dei tessuti mucosi. in: Arch. Sc. Med. Torino Vol. 17 1893 pag. 423 ff.) das Safranin verwandt, aber für Nabelstrang und Haut.

[3] Hoyer (citirt oben pag. 304 Anm. 1) nennt sie höchst capriciös und zu wenig empfindlich.

[4] Ich nehme ein sogenanntes spirituslösliches Safranin von Grübler.

[5] Rawitz, Leitfaden (citirt oben pag. 305 Anm. 1) 2. Aufl. pag. 65.

und später durch sauren Alkohol alle Farbe aus dem übrigen Gewebe entfernt. Dieses Violett[1] ist sehr widerstandsfähig: man kann die Präparate bequem in Balsam bringen oder auch erst in Wasser zurück, um sie mit Hämalaun oder Carmalaun nachzufärben, so dass die Kerne ebenfalls gut hervortreten. Direct erhält man das Violett, wenn man die starke Lösung des Safranins mit Salzsäure schwach ansäuert und damit färbt: dann ist nach dem Abspülen mit Alkohol nur der Schleim tingirt. Wahrscheinlich enthält das Safranin eine geringe Menge eines violetten Farbstoffes, der sich langsam aber dauerhaft an den Schleim bindet; ihn durch sonstige Mittel (Wolle etc., Chloroform etc.) aus der Lösung zu isoliren, habe ich aber vergeblich versucht.

3. Cochenille und Carmin.

Im Jahre 1879 habe ich[2] die Cochenilletinctur als Mittel zur Färbung von Drüsen bezeichnet, in so fern damit »sie oder ihre Secrete häufig graugrün werden und auf diese Weise leicht ins Auge fallen«; ausdrücklich von Schleim ist dabei aber keine Rede gewesen. Dagegen empfiehlt sie Carrière[3] geradezu als ein Reagens auf »Schleimdrüsen und Becherzellen« von Schnecken, weil diese darin eine schwarze oder gleichmäßig graue Färbung annehmen, während die Kerne röthlich hervortreten.

Ich habe vergebliche Versuche mit dem Darm einer jungen Katze und eines Hundes sowie mit der Haut von *Limax* angestellt. Es kam keinerlei distincte Färbung des Schleimes zum Vorschein.

Mucicarmin. Nach meinen Erfahrungen stehe ich nicht an, dieses neue Mittel für eines der besten von allen, die zum Färben des Schleimes gebraucht werden, zu erklären. Denn nicht nur färbt es intensiv und in lebhaftem Roth, hebt also nach Hämalaun den Schleim gegen die Kerne stark ab, sondern die Färbung ist auch in infinitum haltbar. Es kommt daher dem Thionin nicht nur gleich, sondern übertrifft es sogar.

Schon vor einigen Jahren[4] habe ich kurz angedeutet, dass sich

---

[1] Rawitz, Leitfaden (citirt oben pag. 305 Anm. 1) 1. Aufl. pag. 50 erwähnt es bereits nebenher.

[2] Mayer, Über die in der Zoologischen Station zu Neapel gebräuchlichen Methoden [etc.]. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 2. Bd. 1880 pag. 1 ff. (pag. 17).

[3] J. Carrière, Die Fußdrüsen der Prosobranchier [etc.]. in: Arch. Mikr. Anat. 21. Bd. 1882 pag. 387 ff. (pag. 389 und 392).

[4] Hämatoxylin (citirt oben pag. 303 Anm. 1) pag. 178 Anm. 1.

Schleim in einer »Lösung von Carmin + Chloraluminium in Alkohol« färbe, während Hoyer schlechtweg alle Carminlösungen für unbrauchbar erklärt hatte. Meine Präparate stammen von 1890 und haben sich bisher ganz unverändert erhalten. Die damalige Flüssigkeit war eine Lösung von je 4 g Carmin und Chloraluminium in 100 g Alkohol von 70 %; sie wurde auch in dieser Concentration angewandt, indem die der Kerne wegen mit Hämalaun oder Hämacalcium vorgefärbten Schnitte einfach damit übergossen und sofort mit Alkohol abgespült wurden. All dies ist natürlich auch heute noch ausführbar, indessen ist nicht nur die Lösung selber unangenehm zu bereiten, weil der Alkohol längere Zeit kochen muss und dann heftig stößt, sondern obige Art ihrer Anwendung ist auch relativ theuer. Daher gebe ich jetzt folgende verbesserte Vorschrift.

1 Gramm Carmin und $^1/_2$ Gramm Chloraluminium (trockenes, nicht schon feucht und daher gelb gewordenes) werden in einem Porzellanschälchen gut gemengt und mit 2 ccm destillirten Wassers übergossen[1]. Das Schälchen wird dann über einer sehr kleinen Gas- oder Spiritusflamme etwa 2 Minuten lang erhitzt, bis das anfänglich hellrothe Gemenge ganz dunkel geworden ist. Dabei muss gut umgerührt werden; es steigen saure Dämpfe von eigenthümlichem Geruche auf. Ist die Mischung durch Verdampfen von Wasser zähflüssig[2] geworden, so fügt man etwas Alkohol von 50 % hinzu, worin sich die noch heiße Masse leicht lösen muss, und spült sie mit mehr Alkohol in eine Flasche hinein. Man bringt die gesammte Lösung durch Zusatz von Alkohol (stets 50 %!) auf 100 ccm und filtrirt sie frühestens nach 24 Stunden. Der Bodensatz darf nicht erheblich sein; er besteht im Wesentlichen aus ungelöstem Carmin.

Bei dem eben geschilderten Processe, der übrigens fast eben so rasch verläuft wie er sich liest, ist die Hauptsache, dass die beiden Componenten der Farbe mit möglichst wenig Wasser auf einander einwirken, denn sonst dauert es sehr lange, bis das Chloraluminium das Carmin löst, oder es geschieht überhaupt nur ganz unvollkommen. Man mag auch etwas mehr Chloraluminium nehmen — auf die obige Menge bis zu 1 g — aber in eben demselben Maße färbt sich später der Schleim langsamer und weniger stark.

---

[1] Diese geringen Mengen lassen sich leichter verarbeiten als größere, genügen übrigens auch für 1 Liter Mucicarmin. Man nehme daher ohne Noth nicht mehr.

[2] Erkaltet ist sie hart und lässt sich unverändert aufbewahren, ist aber leider hygroskopisch und daher in der Praxis nicht bequem verwendbar.

Die beschriebene alkoholische Stammlösung wird nun beim Gebrauch mit der zehnfachen Menge guten kalkreichen Brunnenwassers verdünnt; ich rathe an, davon nur relativ kleine Mengen (50 oder 100 ccm) vorräthig zu machen, da sie mitunter[1] schon in einer Woche verdirbt, während die alkoholische sich unbegrenzt lange zu halten scheint. Brunnen- oder Leitungswasser ist desswegen zu empfehlen, weil es die etwaige freie Säure im Chloraluminium zum Theil abstumpft; man mag auch zuerst eine Probe mit destillirtem Wasser anstellen, und nur wenn diese nicht präcis genug färbt, Brunnenwasser nehmen.

Diese Lösung — sie enthält nur $^1/_{1000}$ Carmin und sei der Kürze halber Mucicarmin genannt — hat mir den Schleim selbst dann noch gefärbt, wenn fast alle anderen Mittel versagten. (Sie soll nur den Schleim färben, nicht auch die Kerne; leistet sie das nicht, so enthält sie aus irgend einem Grunde freie Säure, und dann muss von einer 1 % igen Lösung von doppeltkohlensaurem Natron in Wasser vorsichtig Tropfen für Tropfen so viel hinzugefügt werden, bis sich nur noch der Schleim färbt. Indessen dürfte das selten nöthig werden.) Die Kerne färbe ich vorher gewöhnlich mit Hämalaun, wasche gut mit Wasser aus und bringe dann das Präparat in das Mucicarmin. Oft genügen schon einige Minuten, um den Schleim intensiv roth zu färben, und meist tritt auch nach vielen Stunden keine weitere Veränderung ein, als dass das Bindegewebe einen rothen Ton annimmt. Zuweilen ist es gut, die Schnitte nach der Kernfärbung einen Augenblick in eine starke Pikrinsäurelösung zu bringen[2], rasch abzuspülen und dann mit Mucicarmin zu färben. In allen Fällen kommen die Präparate nachher flüchtig in Wasser und dann durch die Alkohole hindurch in Harz.

Dass die Farbe haltbar ist, versteht sich bei Carmin von selbst. Säuren jedoch oder Lösung von Alaun oder anderen Thonerdesalzen schaffen sie rasch aus dem Schleim weg, und das ist auch der Grund, wesshalb man die Kerne vorher färben muss. In Alkohol ist sie dagegen beständig, man braucht sich also bei der Fertigstellung der Präparate nicht zu beeilen, was ein großer Vortheil vor fast allen Theerfarben, speciell vor Thionin ist. Auch in Balsam

---

[1] Namentlich, wenn sie mit destillirtem Wasser gemacht ist.

[2] Man kann auch dem Mucicarmin, also der wässerigen $^1/_{1000}$-Lösung, die Pikrinsäure gleich hinzufügen (auf 50 ccm etwa 5 Tropfen einer Lösung von 0,5 Pikrinsäure in 100 Wasser), aber zuweilen fällt schon nach 1—2 Tagen fast alles Carmin zu Boden.

und selbst in dem venetianischen Terpentin nach Vosseler hält sie sich unbegrenzt lange.

Das Roth des mit Mucicarmin gefärbten Schleimes ist lebhafter als das der Kerne, wenn sie mit Carmalaun gefärbt sind. Es lässt sich daher auch zur Noth nach Carmalaun anwenden. Zum Durchfärben eignet sich übrigens Mucicarmin nur in geringem Maße, d. h. nur bei sehr durchlässigen Geweben; ich habe dafür die alkoholische Stammlösung benutzt, rathe aber, da sie nicht leicht in die Tiefe zu dringen scheint, im Allgemeinen die Schnittfärbung an und möchte auch diese nur ausnahmsweise mit der Stammlösung (oder ihrer Verdünnung auf $^1/_5$—$^1/_{10}$ mit Alkohol von 50 oder auch 70 %) ausgeführt wissen, weil sich in den alkoholischen Lösungen die Kerne etwas mitfärben.

Anhangsweise seien hier einige Worte über das **Indigcarmin** gesagt. Es färbt den Schleim nicht, ist aber als Contrastfarbe sehr nützlich und hat vor einigen Theerfarben, mit denen es in der Wirkung auf Plasma, Bindegewebe etc. übereinkommt, den Vorzug größerer Haltbarkeit. In den Lehrbüchern treibt immer noch die ursprüngliche Vorschrift von Merkel[1] zur Doppelfärbung mit Boraxcarmin und Indigcarmin ihr Unwesen und könnte doch nun endlich daraus verschwinden, da sie nicht nur ganz überflüssig, sondern auch unnöthig theuer, unpraktisch und wegen des großen Gehaltes an Borax sogar für feine Structuren schädlich ist. Ich nehme statt ihrer einfach eine Lösung von 0,1 g Indigcarmin in 50 ccm dest. Wasser (oder 5 %iger Alaunlösung) und setze davon dem Hämalaun oder dem Carmalaun nach Bedürfnis $^1/_{20}$—$^1/_5$ seines Volumens zu. Die Lösung wird allerdings im Sommer bei dem hiesigen grellen Lichte nach einigen Monaten ganz hell und unbrauchbar, ist ja aber mit Leichtigkeit neu gemacht.

Ferner möchte ich als, so weit mir bekannt, neu eine höchst einfache **Methode zum Färben von Paraffinschnitten** publiciren, die unter Umständen gute Dienste leisten kann. Die Schnitte werden nämlich statt mit Wasser oder schwachem Alkohol mit der Farblösung selber aufgeklebt; dabei wirkt der Farbstoff, wenn man die Schnitte, um sie sich dehnen zu lassen, in die Wärme bringt, meist

[1] Rawitz (citirt oben pag. 305 Anm. 1) schreibt sie irrthümlich Norris & Shakespeare zu und »kann sie auf das Angelegentlichste empfehlen«. Die ungeheure Menge Borax und Indigcarmin löst sich aber gar nicht in dem wenigen Wasser, auch ist die Behandlung hinterher mit der Oxalsäure lästig.

ebenso rasch wie energisch, und so lassen sich Färbungen erzielen, die sonst nicht leicht zu Stande kommen. Man muss nur dafür Sorge tragen, dass die Schnitte auf der Farblösung schwimmen, dass diese später gut mit Wasser abgespült wird, und dass die Schnitte wirklich ganz trocken sind, bevor man sie in Xylol (zum Entfernen des Paraffins) und von da in Balsam überträgt. Aber es gelingt dafür auch, die gelbe Färbung des Schleimes mit Safranin und andere schwierige Tinctionen, welche dem Alkohol nicht widerstehen, ungefährdet[1] in Balsam zu bringen.

4. Allgemeines.

Mit der Theorie der Schleimfärbung, so weit davon bisher überhaupt die Rede sein kann, haben sich nur wenige Forscher beschäftigt. Zuerst wohl Paneth. Dieser äußert sich recht vorsichtig[2] dahin, dass in der Theca der Becherzellen sich »etwas finden müsse, was weder in den Kernen, noch im Protoplasma, noch sonst wo im Gewebe vorhanden ist«, und dass dieser Stoff, den »wir nicht benennen wollen, weder Mucin, noch Mucigen, noch sonst wie, weil wir ihn nicht analysiren oder isolirt untersuchen können«, offenbar auf den Farbstoff chemisch, nicht bloß physikalisch wirke und sich so (speciell mit Safranin metachromatisch) färbe. Ungefähr gleichzeitig hat sich auch Sussdorf[3] mikrochemisch mit dem Schleim abgegeben und sowohl Speicheldrüsen von Säugern als auch den Speichel selber, ferner Synovia etc. in ihrem Verhalten zu den »basischen Anilinfarbstoffen« geprüft, ohne jedoch, wie es scheint,

---

[1] Eine gute Methode zur Umgehung der schädlichen Wirkung des Alkohols auf die Theerfarben hat Unna (Über Protoplasmafärbung [etc.]. in: Monatsh. Prakt. Derm. 19. Bd. 1894 pag. 225 ff.) nach vielen Versuchen entdeckt. Er bringt nämlich die unaufgeklebten Schnitte aus dem Wasser direct in eine Mischung von 20 [Raumtheilen?] Alkohol absolutus und 30 Xylol, wo sie etwa $^1/_4$ Stunde bleiben, und von da in reines Xylol. Das geht, wie ich finde, eben so gut mit aufgeklebten Schnitten, kostet allerdings ziemlich viel Xylol, und die Färbung des Schleimes mit Thionin, Safranin oder Methylviolett leidet doch etwas, offenbar weil diese Farben auch in dem obigen Gemische nicht ganz unlöslich sind. Ich möchte aber die Methode sehr empfehlen, da sie eine allgemeinere Anwendung gestattet als die meinige.

[2] Paneth, Secernirende Zellen (citirt oben pag. 316 Anm. 1) pag. 119.

[3] Sussdorf, Eine mikrochemische Reaction auf thierischen Schleim. in: D. Zeit. Thiermed. 14. Bd. pag. 345—359 3 Figg. Die Original-Abhandlung stand mir nicht zu Gebote, wohl aber das ausführliche Referat von Nörner in: Zeit. Wiss. Mikr. 6. Bd. 1889 pag. 205—208.

allgemeinere Resultate erhalten zu haben. Schließlich hat HOYER[1] in seiner ausführlichen Arbeit auch eine Hypothese über das Mucin geäußert, wonach »selbst das reine concentrirte Mucin kein einfacher Körper sei, sondern eine Combination von zwei Substanzen, einer gallertartigen quellungsfähigen an Quantität dominirenden und einer zweiten mit der ersteren meist innig verbundenen, aber wesentlich sparsameren, welche mit den basischen Farbstoffen chemische Verbindungen bildet (also vielleicht die Rolle einer Säure spielt) und dadurch zum Indicator wird für die Anwesenheit des Mucins«. HOYER fügt indessen gleich hinzu, er habe »chemisch rein dargestelltes Mucin« nicht in Händen gehabt, und ist sich auch des durchaus hypothetischen Charakters jener seiner Äußerung wohl bewusst. Trotzdem lässt er »die Tinctionsmethode als Mucinreaction ihren Werth behalten, wenn auch das Mucin als Ganzes dadurch nicht unmittelbar nachgewiesen wird«. Dieser Satz müsste indessen, so scheint es mir, auch noch erst stricte bewiesen werden; bei HOYER ist aber von einem Beweise keine Rede, vielmehr findet sich in der ganzen langen Abhandlung fortwährend nur der Circulus vitiosus: Thionin ist ein Reagens auf Mucin, ergo färbt Thionin etwas, so ist es Mucin, und was sich nicht färbt, ist kein Mucin. Dabei muss er selbst eingestehen, dass »es aber auch gewisse Körpertheile bei manchen Thieren giebt, in welchen die Becherzellen kein Mucin zu bilden scheinen oder wo das letztere wenigstens keine Färbung annimmt« (pag. 337) — so in der Rachenschleimhaut und der Zunge des Frosches — aber da »besteht der Inhalt der Theca entweder aus einem Umsetzungsproduct des Mucins oder einer ihm verwandten Substanz«. Auch hierfür wird kein Beweis geliefert.

Diese Schwäche in HOYER's Deductionen ist zum Theil wenigstens schon anderen Forschern aufgefallen. So sagt NICOGLU[2], die Reaction des Thionins sei nicht auf Mucin beschränkt, bleibe aber doch »für die schleimbereitenden Organe immer noch etwas Typisches und Charakteristisches«. Auch KRAUSE[3] widerlegt HOYER's Behauptung »wenigstens in ihrer allgemeinen Fassung«, indem er richtig argumentirt, dass ja auch Gewebe ohne Mucin, wie der Knorpel, das Epithel der Gallenblase etc. sich mit Thionin rothviolett färben; mithin sei dies keine specifische Reaction auf Mucin.

[1] HOYER, Mucin (citirt oben pag. 304 Anm. 1) pag. 359 ff.

[2] NICOGLU (citirt oben pag. 314 Anm. 3) pag. 420.

[3] KRAUSE (citirt oben pag. 313 Anm. 2) pag. 127. Auf ein weiteres Argument von KRAUSE komme ich unten pag. 325 zu sprechen.

Ich selber habe bisher das Wort Mucin geflissentlich vermieden und dafür stets von Färbung des Schleimes gesprochen. In der That wissen wir vom Schleime der höheren Thiere chemisch noch recht wenig und von dem der allermeisten Wirbellosen so gut wie gar nichts. Oben habe ich bereits (pag. 305) angedeutet, dass die Schleime sich gegen einen und denselben Farbstoff sehr verschieden verhalten, indem ich bei Besprechung der Lösungen von Hämatoxylin oder Hämateïn sagte: in der Regel färbt sich der Schleim, oder: in der Regel färbt er sich nicht. Das sollte heißen: die von mir geprüften Arten Schleim sind je nach ihrer Provenienz verschieden. Man könnte da eine förmliche Reihe aufstellen, die mit solchem Schleime zu beginnen hätte, dessen Färbung kaum zu verhindern ist, und mit solchem enden würde, der sich kaum noch färben lässt. Jener ist z. B. bei Muscheln vertreten, dieser findet sich im Darm von *Homo*[1].

In gleicher Weise giebt es auch nicht nur eine Art Mucin. Bereits jetzt unterscheiden die physiologischen Chemiker mehrere, und es ist daher auch nicht recht, wenn Hoyer stets von Mucin redet, gerade als wenn es ein chemisch gut charakterisirter Stoff wäre. So kommt z. B. Liebermann[2] in einer Besprechung der neueren Litteratur zum Schlusse, es »giebt wahrscheinlich verschiedene Mucine«, ja »vielleicht schwefelhaltige und schwefelfreie Mucine«. Und Hammarsten, der auf diesem Gebiete seit Jahren arbeitet, drückt sich so vorsichtig wie möglich aus[3] und nennt beispielsweise das Mucin aus der Submaxillardrüse von *Bos* eigens Submaxillarismucin. Hoyer hat nun keineswegs seine Reactionen an irgend einer chemisch reinen Mucinart angestellt, sondern schlechtweg an Schleim von der allerverschiedensten Herkunft. Es war mir daher von dem größten

---

[1] Dass Schleim vom Menschen sich relativ schwer färbt, giebt schon Paneth (citirt oben pag. 316 Anm. 1) pag. 117 an. Es mag daran liegen, dass die Gewebe selbst von Hingerichteten doch nicht frisch genug sind, vielleicht aber ist der Schleim specifisch ein wenig von dem der anderen Säuger verschieden. Wenn die anderen Färbemittel meist versagten, hat mir Mucicarmin stets noch gute Dienste geleistet. Andererseits färbt sich der Schleim im Mantelrand von *Tapes* in Hämalaun sogar, wenn dies mit 10% iger Alaunlösung bereitet wird.

[2] L. Liebermann, Kritische Betrachtung der Resultate einiger neuerer Arbeiten über das Mucin. in: Biol. Centralbl. 7. Bd. 1887 pag. 54 ff. (pag. 63)

[3] O. Hammarsten, Studien über Mucin und mucinähnliche Substanzen. in: Arch. Phys. Pflüger 36. Bd. 1885 pag. 373 ff. »Man ist noch nicht darüber einig, was man unter dem Namen Mucin verstehen soll« (pag. 413).

Werthe, als durch gütige Vermittelung von Prof. S. Apáthy sein Landsmann Prof. L. Udránsky meinem Wunsche nachkam und mir nach Hammarsten[1] eine reichliche Menge Submaxillarismucin darstellte. Dieses entsprach, so weit ich es controlliren konnte, durchaus[2] den Angaben von Hammarsten und hat mir zu vielen Versuchen gedient, deren Resultate ich hier in Kürze wiedergebe.

Bringt man etwas Submaxillarismucin in Wasser, so reagirt dieses sofort auf Lakmuspapier sauer, fällt aber aus Mucicarmin und Muchämateïn den Farbstoff energisch aus. Dessgleichen aus einer wässerigen Lösung von Bismarckbraun, nicht aber aus denen von Safranin, Thionin oder Toluidinblau. Mithin sind die drei zuerst genannten Flüssigkeiten viel empfindlicher als die übrigen. — Wird etwas Submaxillarismucin mit viel Wasser (1 : 100) geschüttelt und nach einiger Zeit filtrirt, so braucht die Lösung nicht mehr sauer zu reagiren, verhält sich aber gegen die Farbstoffe noch wie eben angegeben. — Löst man etwas Submaxillarismucin in ganz schwach alkalischem Wasser und fällt es durch Salzsäure wieder aus, so färben sich die Flocken trotz der Gegenwart freier Mineralsäure mit Mucicarmin stark roth. — Wird von der alkalischen Lösung auf mehreren Objectträgern je 1 Tropfen der Verdunstung überlassen, so hinterbleibt eine sehr dünne Schicht des Mucins (mit einer Spur kohlensauren Alkalis); solche Proben geben dann im Wesentlichen dieselben Reactionen auf die gebräuchlichen Farbstoffe, wie der Schleim im Darm von Hund und Katze, jedoch färben sie sich mit Safranin nie gelb, sondern nur roth.

Es ist daher nicht daran zu zweifeln, dass diese Farbstoffe wirklich die Gegenwart von echtem Submaxillarismucin anzeigen können, und damit stimmen auch die Resultate der Arbeit von Krause über die Speicheldrüsen des Igels überein, so weit sie hier heranzuziehen sind. Ich verdanke nämlich der Freundlichkeit des Autors einige mit Wasser aufgeklebte, ungefärbte Schnitte durch alle drei von ihm untersuchten Drüsen von *Erinaceus* und habe daran mit Leichtigkeit constatirt, dass die genannten Farbstoffe bei der reinen Eiweißdrüse, der Parotis, versagen, hingegen bei der Retrolingualis als einer reinen Schleimdrüse in typischer Weise die Schleimzellen und auch den Schleim in den Ausführgängen

[1] O. Hammarsten, Über das Mucin der Submaxillardrüse. in: Zeit. Phys. Chemie 12. Bd. 1888 pag. 163 ff.

[2] Nur war es nicht völlig aschenfrei.

tingiren. Nun ist aber von besonderem Interesse die Submaxillaris des Igels in so fern, als sie nach KRAUSE keinen Schleim liefert, wohl aber zwei Zellarten besitzt, von denen die eine sich zu Thionin und Biondischem Gemisch verhält, als wenn sie mucös wäre, indess die andere Zellart dies nicht thut. Auch hierin kann ich KRAUSE Recht geben und habe sogar, da die beiden Zellarten in ungefärbten Präparaten sich nicht leicht unterscheiden lassen, die Vorsicht geübt, in zwei Präparaten je eine bestimmte Gruppe zunächst zu zeichnen und dann der Reihe nach mit den genannten Theerfarben, aber auch mit Bismarckbraun und zuletzt entweder mit Muchämateïn oder mit Indigcarmin und Mucicarmin zu behandeln. In der That verhielt sich die eine Zellart gegenüber allen[1] so, wie es Schleimzellen thun, und die andere blieb entweder farblos oder nahm (bei Biondi) die Contrastfarbe an oder färbte sich (mit Indigcarmin) blau. Wenn KRAUSE also auch hieraus ein neues Argument gegen HOYER herleitet, so kann ich ihm nur zustimmen und unterschreibe daher seinen Ausspruch[2] als völlig richtig: »die mikrochemischen Reactionen genügen nicht, wenn es sich um die Frage nach der Natur eines von den Drüsenzellen gelieferten Secretes handelt, sie können höchstens die Diagnose stützen, unerlässlich aber wird immer die chemische Untersuchung des Secretes selbst sein.«

Aber nicht nur gegen einige Gewebe, die kein Mucin liefern, verhalten sich Thionin, Safranin etc. so wie gegen Schleim, sondern auch gewisse formlose organische Stoffe[3] und sogar anorganische Salze geben mit diesen Farben ähnliche Reactionen wie es echtes Mucin thut. In der Hoffnung, zu ermitteln, worauf die Schleimfärbung eigentlich beruhe, habe ich allerlei Versuche mit Eiweiß, Gummi arabicum und Salzen angestellt. So wird Eiweiß aus Hühnereiern, das ich durch Erhitzen coagulirt und dann in mehrfach gewechseltem Alkohol[4] ein Jahr lang aufbewahrt habe, von den

---

[1] Beiläufig sei bemerkt, dass Mucicarmin und Muchämateïn auch den Knorpel lebhaft färben, also wieder ganz analog dem Thionin.

[2] KRAUSE, Speicheldrüsen (citirt oben pag. 313 Anm. 2) pag. 94.

[3] Auch die Corpora amylacea der Pathologen färben sich mit Safranin gelb (SQUIRE, citirt oben pag. 312 Anm. 1) und mit Thionin roth (HOYER pag. 314), und von Schleim ist in ihnen doch nicht die Rede. Selber habe ich amyloid degenerirte Leber zur Verfügung gehabt, aber daran ergaben mir Thionin und Mucicarmin keine Färbung, hingegen Safranin (gelb) und Methylviolett (roth) wohl, Jodgrün natürlich auch (violett).

[4] Der Alkohol reagirte völlig neutral, fällte aber aus Mucicarmin, Bismarckbraun und Muchämateïn den Farbstoff sofort aus. Bei der Verdunstung

schleimfärbenden Mitteln intensiv gefärbt; dabei war mir auffällig, dass Thionin allemal die Ränder der Schnitte roth, den Rest blau färbte. (Das Roth beruht überhaupt, wenn ich mich nicht täusche, nur darauf, dass ungemein viel Thionin gebunden wird; auch bei dem echten Mucin, das ich in Thioninlösung quellen ließ, färbten sich anfänglich manche Brocken blau, manche gleich von vorn herein roth, schließlich aber wurden auch die blauen roth, was hingegen bei den Schnitten von Eiweiß nie der Fall war. Allgemein habe ich gefunden, dass wenn sich auf Schnitten der Schleim in Becherzellen oder Drüsen nicht leicht und tief färben will, keinerlei Beize mit Sublimat[1] oder anderen Salzen hilft; ob dies nicht doch der

---

hinterblieb denn auch ein geringer Rückstand von derselben Eigenschaft. Ich habe schon früher (Hämatoxylin pag. 181) darauf aufmerksam gemacht, dass selbst anscheinend reiner Alkohol keine Gewähr dafür bietet, dass er für empfindliche Farbenreactionen auch wirklich rein sei, und wiederhole dies hier.

[1] Hoyer giebt pag. 324 an, auf Schnitten, deren Kerne sich mit Thionin ebenfalls violett gefärbt hätten, seien diese nach Beizung mit Sublimat, Alaun oder Salpetersäure rein blau geworden, der Schleim hingegen nach wie vor violett, und er führt dies auf die Säure zurück. Dies wird richtig sein, berührt aber die Färbung des Schleimes an sich nicht, sondern nur die der Kerne. Ferner hat sich ihm getrockneter Schleim von *Helix* mit Thionin nur dann roth gefärbt, wenn er mit Sublimat und Alkohol behandelt worden war (pag. 362). Bei *Limax* ist das nach meinen Versuchen nicht nöthig.

Das Submaxillarismucin nimmt, wie ich gefunden habe, wenn man es n einer schwachen Lösung von essigsaurem Eisen quellen lässt, Eisen auf und hält es sehr fest; coagulirtes Eiweiß thut dies auch, aber in erheblich geringerem Grade. Ich habe daher Schnitte von Wirbelthieren, *Sepia*, *Ostrea* und *Limax* auf ihr Verhalten gegen genanntes Metall geprüft: Eisenalaun oder schwefelsaures Eisenoxydul werden gar nicht aufgenommen und das essigsaure Eisen auch nur dann, wenn die Objectträger, mit einer dünnen Schicht der Lösung bedeckt, einige Tage in einer feuchten Kammer liegen, nicht aber, wenn man sie in der Lösung senkrecht aufstellt. Wahrscheinlich spielt die Luft dabei irgend eine Rolle. Jedenfalls ist die Quantität Eisen so bedeutend, dass der Schleim meist hellbraun wird, und dass, wenn man die Kerne nachträglich mit Paracarmin färbt, daraus ein Bild ähnlich einer gelungenen Färbung mit Safranin resultirt. Man kann natürlich auch hinterher mit Tannin das Eisen schwärzen oder mit gelbem Blutlaugensalz und Salzsäure Berlinerblau daraus hervorrufen, aber die reine Eisenfarbe ist schon meist kräftig genug. — Submaxillarismucin giebt mit Tannin eine Fällung, und auch in den Schnitten nimmt der Schleim etwas davon auf, aber dann muss man, um gute Bilder zu bekommen, nach dem Abwaschen der Schnitte eine Eisenlösung darauf bringen, so dass der Schleim blauschwarz wird. Gegen die beiden Blutlaugensalze (gelbes und rothes) hat sich in meinen Versuchen der Schleim ablehnend verhalten, eben so gegen schwefelsaures und essigsaures Kupfer, aber ich glaube, wenn man andere Salze probirte, so würde man auch dieses Metall sowie vielleicht Quecksilber, Zink etc. vom Schleim binden lassen können.

Fall wäre, wenn man gleich beim Conserviren der Gewebe die erforderlichen Salze hinzufügte, habe ich freilich nicht untersucht.)

Ferner veranlasst ein dicker Schleim von Gummi arabicum, der blaues Lakmuspapier lebhaft röthet, nicht minder aber auch concentrirte Lösungen des sauer reagirenden Chlorammoniums, von Steinsalz und von Chlorkalium, die beide neutral reagiren, in einer Lösung von Safranin amorphe gelbe Fällungen[1], in der von Bismarckbraun braune, in Muchämateïn blaue, in Mucicarmin[2] rothe; die Lösung von Toluidinblau wird in allen vier genannten Stoffen deutlich roth, dagegen wird dies die Lösung von Thionin nur mit Gummi, während die Salze sämmtlich das Thionin in feinen Nadeln ausfällen; bringt man aber Krystalle von Borax in Thioninlösung, so überziehen sie sich bald mit einer durchsichtigen, amorphen rothen Haut. Die Lösung von Methylgrün wird gar nicht verändert.

Man ersieht hieraus, dass es auf die Reaction der Stoffe gegen Lakmus nicht ankommt. Dies geht ferner daraus hervor, dass zwar die Lösung des Submaxillarismucins sauer reagirt (s. oben pag. 324), dass hingegen der Schleim der Nacktschnecke *Limax*, und zwar sowohl der vom Fuß als der vom Mantel abgesonderte, deutlich alkalisch[3] ist und doch sich gegen die bekannten Farbstoffe eben wie Schleim verhält. Wohl aber darf man, wenn man alle bisher bekannten Thatsachen überblickt, sagen, der Schleim (oder auch das Submaxillarismucin) verhält sich den obigen Farbstoffen

---

[1] Paneth (citirt oben pag. 316 Anm. 1) sagt, er habe »eine Veränderung des Farbentons in das Gelbe in der Eprouvette nicht erzielen können« (pag. 118 Anm. 2), hat indessen nur Säuren oder Alkalien verwandt, nicht auch Salze. Aber die Gegenwart von freien Säuren oder Laugen war doch auch im Schleime der Becherzellen nicht anzunehmen!

[2] Indigcarmin wird ebenfalls durch alle vier Stoffe ausgefällt.

[3] Von mir geprüft mit Lakmus, Curcuma, Säurefuchsin und Lakmoid. Hammarsten giebt die Reaction des Schleimes von *Helix pomatia* nicht an. — Anhangsweise sei hier des Schleimes der Nemertine *Cerebratulus marginatus* erwähnt, den ich ein großes Exemplar hatte reichlich absondern lassen, um ihn näher zu prüfen. In der That bekam ich davon so viel, dass ich ihn in Paraffin einbetten und schneiden konnte, aber es zeigte sich, dass er nur zum geringsten Theile die Farbreactionen auf Schleim gab, dagegen mit allerlei anderen Secreten gemischt war. Das ist bei dem Reichthum der Nemertinen an Hautdrüsen auch nicht weiter merkwürdig, hat mir aber meine Absicht vereitelt. Als ich das lebende Thier in Seewasser mit Jodgrün brachte, färbte sich der Schleim natürlich violett (s. oben pag. 312). Ein Schnitt durch *Cerebratulus*, mit Hämalaun, Indigcarmin und Mucicarmin gefärbt, giebt ein ungemein buntes Bild, dessen genauere Analyse hier aber zu weit führen dürfte.

gegenüber fast so, als wenn er eine concentrirte Lösung von Salzen in sich aufgespeichert hätte. Dass er letzteres in Wirklichkeit nicht gethan hat, geht schon zur Genüge aus dem analogen Verhalten des reinen Submaxillarismucins hervor, das ich bei einer eigens darauf angestellten Prüfung als nahezu aschenfrei befunden habe. Natürlich soll auch durch den obigen Vergleich nicht etwa eine Erklärung für die Eigenschaft des Schleims, gewisse Farbstoffe in charakteristischer Weise an sich zu binden, gegeben werden, vielmehr bleibt diese Frage einstweilen noch ganz unbeantwortet. Aber dies gilt auch leider von der anderen, wichtigeren nach dem Grunde der Färbbarkeit der Zellkerne.

Da bei der Schleimfärbung von Manchen der Metachromasie eine gewisse Bedeutung beigelegt wird, so sei ihrer hier zum Schlusse kurz gedacht. Sehr gute Mittel, wie Bismarckbraun und Mucicarmin, färben den Schleim im Tone der Farblösung, höchstens tiefer, man darf also annehmen, dass der Schleim den Farbstoff unverändert aus der Lösung an sich reißt und festhält. Bei Muchämateïn und den anderen Lösungen von Hämateïn plus Thonerde habe ich nur selten eine Metachromasie bemerkt, und sie war auch nie auffällig; sie mag darauf beruhen, dass der Schleim doch ein anderes Farbsalz ausfällt als es die Kerne thun. Dagegen ist sie bekanntlich sehr lebhaft bei Thionin, Methylviolett etc. und kann es sein bei Safranin. Hier scheint mir nun ein einfacher Versuch die richtige Deutung zu liefern: wenn man in einen Tropfen einer nicht zu starken Lösung von Safranin in Wasser einige Krystalle von Chlorammonium bringt, so erhält man außer feinen, doppelbrechenden Krystallen des Farbstoffes auch amorphe rothe und amorphe gelbe Massen; die beiden letzteren haben genau die Farbe, welche Kerne und Schleim mit Safranin annehmen. Ob es ganz unveränderter Farbstoff oder Verbindungen mit Chlorammonium sind, kann ich nicht entscheiden, jedenfalls lösen sie sich in Wasser oder Alkohol wieder leicht und mit dem Farbenton des Safranins auf, sind also doch wohl nur optische Modificationen, wie deren ja sonst in der Chemie genug bekannt sind. Ähnliches dürfte vom Methylviolett[1],

---

[1] Das Methylviolett wird bekanntlich von den Pathologen zur Erkennung der amyloiden Substanz benutzt und wirkt hier ähnlich wie das Thionin auf Schleim. A. Capparelli nun (Sulla reazione della metilanilina nella degenerazione amiloide. in: Arch. Sc. Med. Torino Vol. 3 1879 No. 21 5 pagg.) führt die Metachromasie in diesem Falle auf eine rein optische Erscheinung zurück:

Thionin etc. gelten, denn auch hier scheint mir der an den Schleim gebundene Farbstoff durchaus unverändert zu sein[1]. Man könnte also bisher nur beim Jodgrün (und Methylgrün), dem polychromen Methylenblau und vielleicht dem Violett des Safranins (s. oben pag. 317) Metachromasien, die auf Verunreinigungen beruhen.

Zusammenstellung der Formeln zu den neuen Farblösungen.

Mucicarmin (pag. 317). Carmin 1 g, Chloraluminium 0,5 g, dest. Wasser 2 ccm, über kleiner Flamme etwa 2 Minuten lang erhitzen, bis das Gemisch ganz dunkel geworden. Dazu 100 ccm Alkohol von 50 %. Diese Stammlösung ausnahmsweise entweder direct oder nach Verdünnung auf $^1/_5$—$^1/_{10}$ mit Alkohol von 50 oder 70 % gebrauchen, in der Regel aber mit (destillirtem oder) gewöhnlichem Wasser auf $^1/_{10}$ zu Mucicarmin (Gehalt an Carmin $^1/_{1000}$) verdünnen, das in den Schnitten oder dünnen Membranen nur den Schleim färben soll[2].

Indigcarmin zu lösen in dest. Wasser (oder 5 %iger Alaunlösung) 1:500. Kann auch in Verbindung mit Hämalaun oder Carmalaun gebraucht werden (pag. 320).

Muchämateïn (pag. 307). Hämateïn 0,2 g, zu zerreiben mit einigen Tropfen Glycerin, dazu Chloraluminium 0,1 g, Glycerin 40 ccm, dest. Wasser 60 ccm. — Spirituöse Lösung (pag. 308): Hämateïn 0,2 g, Chloraluminium 0,1 g, Alkohol (von 70 %) 100 ccm, Salpeter-

---

die amyloide Substanz lasse die rothen Lichtstrahlen besser durch als die violetten. Er giebt auch die Experimente an, welche ihn zu diesem Schlusse veranlasst haben: ungefärbte Schnitte werden durch eine Schicht der Farblösung beobachtet etc. Es ist mir nicht bekannt, ob er von seinen Fachgenossen eigens widerlegt worden ist, jedenfalls aber ist es mir an amyloid degenerirter Leber, die ich der Güte von Dr. F. Capobianco verdanke und eigens mit den gebräuchlichen Reagentien auf Amyloid untersucht habe, nicht geglückt, das zu sehen, was er behauptet, eben so wenig mit Safranin.

[1] S. auch oben pag. 326. — Ich habe Submaxillarismucin in Thioninlösung quellen lassen, gut mit Wasser ausgewaschen und dann mit Alkohol von 90 % extrahirt: das Mucin und die Flüssigkeit wurden dabei rein blau, und das Mucin blieb es auch, als es wieder in Wasser kam. Die alkoholische Lösung wurde abgedampft, und der Rückstand, da er sich in Wasser nicht gut lösen wollte, mit Wasser + Essigsäure aufgenommen. Diese Flüssigkeit färbte auf Schnitten die Kerne blau, den Schleim roth, enthielt also wohl unverändertes Thionin.

[2] Die Stammlösung ist in guter Qualität von G. Grübler & Co. in Leipzig zu beziehen; die Proben, welche Dr. G. auf meinen Wunsch angefertigt hat, befriedigten mich völlig.

säure 1—2 Tropfen. Beide Lösungen zur Färbung des Schleimes in Schnitten oder dünnen Membranen.

Glychämalaun (pag. 310). Hämateïn 0,4 g, Alaun 5 g, Glycerin 30 ccm, dest. Wasser 70 ccm. Man löse unter Zerreiben im Mörser das Hämateïn in ein wenig Glycerin und setze dann den Rest des Glycerins nebst der (warm oder kalt bereiteten) Alaunlösung hinzu. Da leicht etwas Alaun ausfällt, so filtrire man die Lösung erst nach einigen Tagen.

Über die **Färbung des Schleimes mit Eisen** s. oben pag. 326 Anm. 1.

Neapel, Ende December 1895.

Zur Embryologie von Salpa cordiformis-zonaria und musculosa-punctata.

Von

Prof. A. Korotneff
in Kieff.

Mit Tafel 13—15.

Die in diesem Aufsatze berücksichtigten Formen gehören zu zwei verschiedenen Typen, obschon beiden der Umstand gemein ist, dass ihre Embryonen in den Geweben des Mutterthieres nicht ganz verborgen sind, wie es bei *Salpa costata* und *bicaudata* der Fall ist, sondern frei ins Innere der Athemhöhle des mütterlichen Organismus hineinragen. Da der *Salpa cordiformis-zonaria* eine Faltenhülle fehlt, so schließt sie sich mit *S. democratica-mucronata* der Gruppe an, die Salensky als Gymmnogona bezeichnet, während *Salpa punctata* eine »thecogone« Form ist[1] und in eine Gruppe mit *maxima* und *fusiformis* gestellt werden muss.

1. Salpa cordiformis-zonaria.

Glücklicherweise brauche ich in der vorliegenden Arbeit keine Litteraturangaben zu machen, da die verschiedenen Ansichten über die Entwicklung der Salpen im Allgemeinen bekannt sind. Die ersten Entwicklungsvorgänge sind bisher noch nicht beobachtet worden, die späteren sind ebenfalls ganz unbekannt, wenn man

[1] Beiläufig sei hier erwähnt, dass ich principiell mit dieser Eintheilung nicht einverstanden sein kann, da *S. costata* und *bicaudata* den inneren embryogenetischen Erscheinungen nach, wie gesagt, zu demselben Typus gehören, obwohl bei der einen Form der Embryo eine Faltenhülle besitzt, bei der anderen nicht; über diesen Punkt wird später ausführlicher gesprochen.

nicht in Betracht zieht, was ich über die äußeren Umgestaltungen des Embryos bereits veröffentlicht habe[1].

In dem soeben citirten Aufsatze habe ich schon gezeigt, dass das Ovarium dieser Salpe aus mehreren Eizellen besteht, die alle zur Entwicklung kommen; desshalb gehört sie zu den wenigen Formen, die mehrere Embryonen (4—6) haben und zwar auf verschiedenen Entwicklungsstufen. Bei *S. zonaria* ist der Oviduct allen Embryonen gemeinsam und trägt längs seiner ganzen Ausdehnung besondere Eistiele, die jeder einen eigenen Canal haben. Anfänglich ist der Eistiel länger, wird aber mit der Ausbildung des Embryos kürzer, um endlich ganz zu verschwinden. Zu dieser Zeit sind nur Spuren vom Oviduct zu sehen, der als ein aus vereinzelten Zellen zusammengesetzter Strang erscheint. Zugleich nähert sich das ganze Gebilde der Oberfläche, während es bisher ganz in der Tunica eingeschlossen war. Mit der Ausbildung heben sich die Embryonen über die Oberfläche und ragen mehr und mehr in die Athemhöhle des Mutterthieres hinein.

Das unbefruchtete Ei ist eine kleine Kugel und hat ein großes Keimbläschen mit Kernkörperchen (Taf. 13 Fig. 1). Zur Seite dieses Bläschens sah ich ein trübes Kügelchen, dessen Natur mir unklar geblieben ist (vielleicht das Spermatozoid). Nach der Befruchtung schwindet das Keimbläschen, das Ei zieht sich zusammen, und die Follikelwand, die aus cubischen Zellen bestand, dehnt sich so bedeutend aus, dass in ihr eine Höhle entsteht, die doppelt so groß ist, wie das eingeschlossene Ei (Fig. 2). Zur Seite des Eies, das im Stadium der ersten Furchungsspindel ist, liegen zwei trübe Zellen mit kaum sichtbaren Kernen — es sind die beiden Polzellen. Man darf vermuthen (siehe Fig. 6), dass die eine dieser Zellen sich abermals theilt. Die weiteren Schicksale der Polzellen sind mir unbekannt geblieben; ich fand aber viel später im Inneren des Embryos kleine, dunkele Zellen (Fig. 16 und 22 *pz* ?), die von anderen Zellen eingeschlossen waren und möglicherweise die Polkörperchen sind, welche vielleicht als Nahrungsmaterial verwendet werden. An ihrer Seite liegt der halbmondförmige Kern der sie einschließenden Zelle.

Ist einmal die Theilung vollzogen, so bekommen wir zwei Zellen, die gleich nachher große, scharf contourirte Kerne zeigen (Fig. 3).

---

[1] Korotneff, Tunicatenstudien. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 11. Bd. 1894 pag. 325 ff.

Jeder Kern enthält ein Kernnetz mit stark lichtbrechenden Körnchen. Die Follikelwand verändert sich in der Weise, dass der dem Epithel der Athemhöhle zugewendete Theil (also gerade dort, wo die Blastomeren ihr anliegen) aus Zellen mit längeren Kernen zusammengesetzt ist. An diesem Punkte entsteht später die Blutknospe, und die Verlängerung der Kerne ist eine Vorbereitung zu ihrer Theilung. Für das beschriebene Stadium sowohl, als auch die weiteren Theilungen ist hervorzuheben, dass der Blastomerenkern entweder ruht und bläschenförmig ist, oder sich in Mitose befindet. Die nächste Entwicklungsstufe zeigt vier Blastomeren (Fig. 4), und von hier ab wird die Theilung etwas inäqual, da von den vier Blastomeren die beiden oberen größer als die beiden unteren sind. Die weitere Theilung bringt sechs Blastomeren zur Anschauung: zwei größere in der Mitte und vier kleinere zu beiden Seiten (Fig. 5). Dieser Process kann so erklärt werden, dass die zwei ersten Blastomeren (Fig. 5, I) durch Knospung zuerst die zwei unteren (II) und dann die zwei oberen (III) entstehen lassen. Auf derselben Figur sowohl als auf der folgenden, wo nur vier Blastomeren getroffen sind, zeigen die letzteren einen passiven Zustand der Kerne; der active, wo jede Blastomere den Kern in Karyokinese besitzt, ist in Fig. 7 abgebildet. Dabei sei erwähnt, dass die Kerne aller Blastomeren zu gleicher Zeit sämmtlich entweder ruhen oder in Mitose sind. Jedenfalls dauert die Ruhe der Kerne sehr lange, während die Mitose rasch verläuft und in Folge dessen selten zu sehen ist.

In diesem Stadium fängt der für alle Salpen fatale Process der Vermehrung und des Eindringens der Follikelzellen (Kalymmocyten) in die innere Follikelhöhle an. Das Eindringen der Kalymmocyten und ihre Umwachsung der Blastomeren sind Erscheinungen, welche mit einander innig verbunden sind. Bald jedoch schieben sich die Kalymmocyten zwischen die Blastomeren ein und trennen sie von einander. Alle Blastomeren liegen (Fig. 7) in einer Ebene; wenn aber etwas später der Schnitt senkrecht zu dieser Ebene geführt wird (Fig. 8), so treffen wir unter den großen Blastomeren zwei kleinere, welche ganz anders aussehen: es sind nämlich zwei längliche Zellen mit intensiv färbbaren Kernen; wahrscheinlich stammen diese zwei Zellen von den großen mittleren Blastomeren ab. Vom nächsten Stadium zeigt Fig. 9 einen Längsschnitt durch den Embryo mit verkürztem Eistiel. Die dem Eistiel gegenüberliegende Stelle ist ein Zellpfropfen, von welchem aus die Kalymmocyten eindringen und so die Blastomeren immer mehr von einander trennen. Die Zahl der größeren

Blastomeren war hier nicht mehr zu bestimmen, die zwei kleineren aber sind leicht zu finden, da sie dem Follikelcanal dicht anliegen. Noch ist zu erwähnen, dass die großen bläschenförmigen Kerne der Blastomeren alle innen liegen, während der plasmatische Theil sich außen befindet. Die Follikelhöhle umgiebt die ganze innere Zellenmasse und wird von ihr allmählich ausgefüllt, ist aber an dem Follikelpfropfe nicht vorhanden.

Die Blastomeren des nächsten Stadiums (Fig. 10) zeigen eine charakteristische Veränderung: ihr Plasma wird von stark lichtbrechenden nadelförmigen Gebilden durchzogen, welche von besonderen Plasmaklümpchen umgeben sind; außerdem sind ähnliche Ablagerungen einer lichtbrechenden Substanz halbmondförmig um den Kern herum vorhanden. Die weitere Theilung der Blastomeren führt zur Entstehung von besonderen Elementen — Blastocyten (Fig. 11 und 12 *p.bl*), die, hell und saftig, zu einer weiteren Theilung bereit aussehen; ihr Kern ist groß und prall gefüllt. Der Rest, das heißt der größte Theil der Blastomeren mit dem Dotter, hat sich nach der Peripherie zurückgezogen; hier sind die Kerne klein, dunkel, stark lichtbrechend und oft kaum wahrnehmbar, da sie von allen Seiten von Dotterelementen umgeben sind (*n.bl.*). Fig. 12 zeigt, dass die Blastocyten im Inneren der Zellmasse liegen, jedoch an einer Stelle die Follikelwand erreichen (Fig. 11); die Dotter- oder Nährblastomeren aber, die, wie wir sehen werden, keinen Antheil an der Ausbildung des Embryos nehmen, kommen nur am Rande vor und bedecken wie eine Haube die plastischen Blastocyten; dabei ist die Follikelhöhle hier noch kleiner als auf den früheren Stufen.

Ein weiteres Stadium zeigt uns, dass die Blastocyten einer intensiven Theilung fähig sind, indem die um den Kern abgelagerte Dottersubstanz sich mit theilt (Fig. 13 *p.bl*); ob hierbei Karyokinese vorkommt, kann ich nicht sagen, jedenfalls habe ich sie nicht beobachtet. Es ist vielleicht hervorzuheben, dass einige Kalymmocyten sich strangartig ausziehen und die innere Masse des Follikels in eine obere und eine untere Abtheilung trennen: in der ersteren entsteht, wie wir sehen werden, die Cloake und das eigentliche Epithel des Ektoderms, in der unteren die Athemhöhle mit dem Nervensystem.

Ich muss gestehen, dass gerade hier meine Beobachtungen etwas lückenhaft sind, da mein nächstes Stadium schon eine ganze Generation von Histogenen zeigt[1], die sich durch rege Theilung

[1] Nach dieser Eintheilung der Zellelemente unterscheide ich Blasto-

aus Blastocyten gebildet haben, sowie eine regressive Metamorphose der Kalymmocyten (Fig. 14 *Km*), welche ganz blass werden, sich schlecht färben und zuletzt nur noch in Spuren zu erkennen (Fig. 15 *km*) sind. Kurz und gut, die Kalymmocyten gehen ganz zu Grunde, und ihre Bruchstücke dienen gewiss den Histogenen als Nährmaterial. Zuerst ist aber ein Process zu beschreiben, der eine bedeutende Rolle in den späteren Erscheinungen spielt: in Fig. 14 sehen wir einige Follikelzellen, die unmittelbar dem Epithelhügel anliegen (*Km*) und zu beiden Seiten des Mittelpunktes ganz regelmäßig vertheilt sind, in starker Vermehrung. Diese bilden so zu sagen zwei Zellenströme, die ins Innere des Follikels hineinragen. Zu gleicher Zeit dringen ganz besondere Histogenen im Scheitelpunkte des Follikels durch die Wand desselben durch und begeben sich in die Tunicasubstanz, wo sie sich als eine continuirliche Reihe unter dem Epithel der Athemhöhle ablagern (*Ep*) und das künftige Epithel (Ektoderm) der Salpe bilden.

Wenn wir diesen Process mit dem entsprechenden bei *S. democratica* vergleichen, so werden wir eine unbestreitbare Ähnlichkeit finden. In meiner Schrift über die Entwicklung der erwähnten Salpe lesen wir Folgendes: »durch die im Boden des Brutsackes [dieser fehlt bei *S. zonaria*] gebildete Pforte dringen ins Innere des Lumens..... wahre Blastocyten.... und nehmen allmählich das ganze Brutsacklumen ein«[1]. Es ist zwar derselbe Vorgang bei *S. zonaria* zu beobachten, aber mit dem Unterschiede, dass 1) hier wegen des Mangels des Brutsackes die ausgewanderten Elemente direct unter dem Epithel der Athemhöhle liegen, und 2) hier eher Abkömmlinge der Blastocyten (Histogenen) als eigentliche Blastocyten vorhanden sind. Bei *S. democratica* theilen sich die Blastocyten im Brutsacke, bei *zonaria* geschieht die Theilung bedeutend früher, nämlich wenn die Zellen noch in dem Follikel eingeschlossen sind. Im Großen und Ganzen ist der beschriebene Process leichter bei *S. democratica* zu beobachten, da es sich dort um große gut ernährte Zellen handelt, während bei *zonaria* die ausgewanderten Zellen nicht nur klein sind, sondern auch der Process viel rascher vor sich geht und anstatt einer Epithelschicht (Elemente des Epithelhügels), die von außen den Follikel bedeckt und in den früheren Stadien zu

---

cyten als directe Abkömmlinge der Blastomeren und Histogenen als Zwischenstufen von den Blastocyten zu den echten Geweben.

[1] Korotneff, Embryologie der *Salpa democratica* (*mucronata*). in: Zeit. Wiss. Z. 59. Bd. 1895 pag. 37.

beobachten war, hier mit einem Mal zwei Schichten vorkommen. Hätte ich nicht zuerst *S. democratica* unter den Augen gehabt, so würde ich nie die Entstehung des Ektoderms bei *zonaria* haben verstehen können.

Auf Fig. 14 sehen wir die Zweitheilung der inneren Masse noch deutlicher und finden außerdem, dass die untere Abtheilung von besonderen in die Länge gezogenen, aus der zweiten Generation der Kalymmocyten (*Km'*) entstandenen Zellen bedeckt, oder besser gesagt, umwachsen wird.

Die Fig. 16 zeigt viele Eigenthümlichkeiten: die Follikelhöhle ist ganz und gar verschwunden; die neue Generation von Kalymmocyten hat das Innere dieser Höhle völlig ausgefüllt. Im Centrum der unteren Abtheilung liegen besondere plastische Zellenelemente (Histogenen), die ein helles Aussehen besitzen, morphologisch ganz verschieden von den umgebenden Kalymmocyten sind und deutliche Grenzen zeigen. Im Inneren dieser Zellmasse (*iM*) sind Nährreste der Blastomeren (*n.bl*) zu sehen, die der Reduction anheimfallen. Die Zellen der oberen Abtheilung sind theils ausgewandert, um, wie gesagt, das wahre Ektoderm zu bilden, theils haben sie sich buckelig angeordnet (*Cl*) — es ist die künftige Cloake. Das wahre Ektoderm dieses Stadiums hat noch die primitive Anordnung und liegt direct unter dem Epithelhügel.

Das folgende Stadium ist in Fig. 17 und 18, die einem und demselben Embryo entnommen sind, abgebildet. Äußerlich sieht dieses Stadium etwas anders aus, als das frühere: jenes erschien wie ein Hügel, dieses sitzt in der Athemhöhle wie ein Knopf, der mit einem Stiele versehen ist. Der Schnitt scheint überhaupt in der Hinsicht sonderbar, dass seine äußere Schicht von drei Zelllagen gebildet wird: 1) dem Epithel der Athemhöhle der Mutter (Epithelialhügel — *ep.h*), welches für sich allein den Stiel bildet, 2) dem definitiven Epithel (*Ep*), das den Embryo umgiebt und sogar auf seine untere Fläche übergeht, und 3) im Inneren dem provisorischen Epithel (*f.ep*), oder besser der früheren Follikelwand, welche hier eine ununterbrochene Schicht bildet. Die Cloake und die Athemhöhle des Embryos sind auf beiden Figuren zu sehen, letztere bildet eine Querspalte und hat an ihren beiden Seiten besondere Zellanhäufungen (*at*), von welchen aus das Athemhöhlenepithel entsteht. Die innere Zellenmasse bildet wie früher einen Haufen, dessen Rolle wir später besprechen werden. Die Zellen, welche das Athemhöhlenepithel bilden, sehen der Zellenmasse ganz gleich, aber in welcher Weise sie sich

abgetrennt haben, ist mir unbekannt geblieben. Die Kalymmocyten bekommen von jetzt ab ein sehr eigenthümliches Aussehen: sie haben sich zu zwei Haufen gesammelt und gruppiren sich um ein Centrum, bleiben jedoch unter sich durch einen Zellenstrang verbunden.

Auf dem nächsten Schnitt (Fig. 19) treffen wir keine innere Zellenmasse mehr: ihre Elemente haben sich nach oben und unten zerstreut, und zwischen ihnen liegt eine Anzahl Nährblastomeren. Die Cloake ist nicht von dem Schnitte getroffen worden, und die Kalymmocyten bilden zwei gesonderte Massen (*Km*).

Was aber am eigenthümlichsten erscheint, das ist das Entstehen der Placenta. Das eigentliche Ektoderm nämlich umgiebt den Embryo vollständig (Fig. 17, 18, 19 *Ep*) und bedeckt von allen Seiten die Follikelschicht. Zu dieser Zeit verändert sich die Blutknospe, welche wir bis jetzt noch nicht erwähnt haben, da sie wie bei allen Salpen eine einfache Hervortreibung der Follikelwand ist; ihre Zellen verbreiten sich nach allen Seiten unter dem Ektoderm und bilden eine dritte selbständige Schicht (Fig. 18 *Bl.k*). Alle diese drei Schichten (Follikelepithel, eigentliches Ektoderm und die Ausbreitung der Blutknospe) bilden die künftige Placenta aus. Ein schief geführter Schnitt (Fig. 20) zeigt uns, dass die Cloake mit der Athemhöhle (*Px.h*) in Continuität steht, wie ich es schon früher hervorgehoben habe[1].

Fig. 21 auf Taf. 14 zeigt uns einen Embryo mit einer Athemhöhle, deren Epithel eine ununterbrochene Schicht bildet. Die Cloake hat jetzt ein sonderbares Aussehen, da hier die Wand an einem Punkte in die Cloakenhöhle hineinragt, und auf diesem Schnitte erscheint sie als zwei in einander gesteckte Röhren. Die Placenta besteht bei diesem Embryo schon aus drei Schichten.

Um die Bedeutung der inneren Zellenmasse (Fig. 17 *iM*) zu begreifen, muss man diese Figur mit Fig. 22 vergleichen. Man sieht nämlich, dass sie sich jetzt in die Athemhöhle hineinschiebt und dabei lappenförmig wird. Links und rechts haben wir in Fig. 23 das einfache cylindrische Epithel der Athemhöhle (*at*); jede seiner beiden Hälften trägt an ihrem oberen Ende, gerade da, wo sich die Zellen an einander reihen, eine Nährblastomere; zwei andere befinden sich in derselben Zellenmasse, nur etwas höher. Ich bemerke voraus, dass die Elemente des lappigen Vorsprunges sich desaggregiren, in der Athemhöhle verbleiben und später resorbirt

[1] Tunicatenstudien pag. 336.

werden, wobei nur die oberen Elemente der erwähnten Zellmasse zur Ausbildung des Gewölbes der Athemhöhle dienen. Die Kalymmocyten haben hier (Fig. 22 und 23) schon eine sehr begrenzte Verbreitung, indem sie haubenförmig die angelegten Organe bedecken und wie degenerirende Zellen aussehen. Die Placenta bildet einen Knopf (*Pl.or*), der ins Innere der Athemhöhle hineinragt und nur aus Zellen der oberen Schicht (Follikelwand) besteht; bald entwickelt sich dieser Knopf sehr bedeutend und spielt wahrscheinlich eine bedeutende Rolle bei der Ernährung des Embryos: ich möchte ihn Placentalorgan nennen. Hier wäre noch zu bemerken, dass das seitliche Athemhöhlenepithel und die obere Epitheldecke dieser Höhle für sich allein das ganze Epithel dieser Höhle bilden, da der Boden, der nur aus Kalymmocyten besteht und gar keine Histogenen enthält, gänzlich zur Ausbildung des Placentalorgans (Fig. 25) verbraucht wird, welches ein provisorisches, gänzlich degenerirendes Gebilde ist.

Auf Fig. 24 sehen wir die Cloake und die Pharynxhöhle (*Px.h*) als zwei geräumige Höhlen über einander liegen. Die Wände der Höhlen sind schon fast ganz ausgebildet, d. h. sie bestehen aus eigenen, bleibenden Elementen, und nur im oberen Theile der Athemhöhle und im unteren der Cloake finden wir, dass auch Kalymmocyten an der Ausbildung der Wände Theil nehmen. An diesen Stellen sind nämlich die Zellen nicht regelmäßig wie Palissaden angeordnet, sondern zusammengedrängt. Hier möchte ich anführen, dass mit der Ausbildung der zwei Höhlen das Septum zwischen ihnen immer dünner und dünner wird, da hier anfänglich frei wandernde Kalymmocyten vorkommen, später aber die Wände der Höhlen sich dicht an einander legen. Nach der vollständigen Ausbildung dieser zwei Organe (Pharynxhöhle und Cloake) geht ein Process vor sich, der die Entstehung der Kiemen hervorruft, ein Process, den ich beschrieben[1], aber aus Mangel an einigen Stadien falsch verstanden habe. Zuerst nämlich ist, wie gesagt, die Pharynxhöhle von der Cloake durch ein Septum getrennt (Taf. 15 Fig. 56). Mit der Zeit entstehen aber in diesem Septum zwei nicht ganz symmetrisch gelegene Öffnungen, die ziemlich groß und der Länge nach gestreckt sind. Der mittlere Theil zwischen den Öffnungen verwandelt sich in einen Strang, welcher bald die Rolle der Kiemen übernimmt.

[1] Korotneff, Zur Entwicklung der Salpen. in: Biol. Centralbl. 15. Bd. 1895 pag. 831 ff.

Fig. 59 und 60 zeigen uns das Septum als fertige Kieme (*K*) mit ihrem Anheftungspunkt. Dieselbe Stelle ist auf dem Schnitte Fig. 25 getroffen und zeigt uns die Kieme als ein voluminöses Organ, das in die Athemhöhle (Cloake plus Pharynxhöhle) hineinragt. Auf dem folgenden Schnitte durch denselben Embryo können wir ihre Trennung von der oberen Wand sehen, indem sie zuerst mit der linken und dann mit der rechten Cloakenwand verwächst, was eine unsymmetrische Lage der Kiemenspalten bewirkt, da der Schnitt ganz symmetrisch ausfiel. Auch für die Lage der Kieme ist Fig. 26 sehr anschaulich: wir treffen hier eine solche Kieme, die in den nächsten Schnitten rechts und links angeheftet ist, also ein vollständiges Septum zwischen der Cloake und der Pharynxhöhle bildet.

Diese Art der Entwicklung ist von Salensky, Heider und Brooks ganz richtig beschrieben worden, und mein Irrthum ist nur erklärlich durch das Vorhandensein eines Gebildes, das in Fig. 56 gezeichnet ist: es ist nämlich ein Vorsprung, der in die Cloakenhöhle hineinragt und sich auf den nächsten Entwicklungsstufen von der Cloakenwand trennt, aber weiter keine active Rolle spielt, sondern allmählich obliterirt. Ich habe ihn im Hinblick auf die Zustände bei *S. democratica* als die entstehende Kieme gedeutet.

Um die Frage nach der Entstehung der großen Körperhöhlen von *S. zonaria* abzuschließen, fasse ich mich kurz: am meisten stimme ich mit den Ansichten von Brooks überein, kann dagegen die Anschauung von Heider, dass die Cloakenhöhle bei *S. fusiformis* und *maxima* aus einer unpaaren ventralen Ektodermeinstülpung entsteht, nicht theilen. Die dazu gehörige Fig. 9 seiner Arbeit[1] rührt von einem Stadium her, wo noch kein Ektoderm vorhanden ist, wo also nach meiner Nomenclatur die Blastomeren sich sogar noch nicht in Blastocyten verwandelt haben und unverändert geblieben sind.

In einem etwas späteren Stadium, als das in Fig. 26 abgebildete, trifft man seitlich (Fig. 27) eine Höhle, das Pericardium (*pc*); an seinem unteren Ende befinden sich vereinzelte, ziemlich große Zellen, die locker angeordnet sind und zur Ausbildung des Eläoblastes dienen. In der Nähe ragt in die Athemhöhle ein Vorsprung (*end*) vor, der in toto als eine Leiste erscheint — es ist die eine Hälfte des Endostyls (siehe Tunicatenstudien Taf. 14 Fig. III), die nach dem Verschwinden des Placentalorgans sich der anderen Hälfte

[1] Heider, Beiträge zur Embryologie von *Salpa fusiformis*. in: Abh. Senckenb. Ges. Frankfurt 18. Bd. 1895 pag. 267 ff.

mehr und mehr nähert und mit ihr zu einer einzigen Rinne vereinigt.

Über die Entstehung des Nervensystems habe ich schon in meiner vorigen Schrift Einiges erwähnt. Dieser Process sowohl als die Ausbildung des Darmes, der als eine Ausstülpung der Athemhöhle erscheint, hat nichts Eigenthümliches; ich werde aber später Einiges über die Bildung der Organe bei einer vergleichenden Beschreibung der embryogenetischen Vorgänge bei den Salpen im Allgemeinen erwähnen.

Es bleibt mir noch etwas über die Placenta von *S. zonaria* zu sagen. Nach meiner Erfahrung ist sie bei keiner anderen Salpe so bedeutend entwickelt wie hier, und dies hängt möglicherweise damit zusammen, dass die Vereinigung des Embryos mit der Mutter bei *S. zonaria* am wenigsten ausgeprägt ist: bei allen anderen Salpen sitzt der Embryo an der Mutter mit breiter Basis angeheftet, hier aber mit einem langen und dünnen Stiele (Fig. 26); desswegen ist zu vermuthen, dass hier die Ernährung des Embryos durch den mütterlichen Organismus am wenigsten geschieht. Dies kann wohl die Ursache dazu sein, dass eine selbständige Ernährung auf Kosten der Placenta nöthig wird, eine stärkere Ausbildung der letzteren hervorruft und die Entstehung eines besonderen »Placentalorgans« verursacht.

Wir haben schon gesehen, dass die Placenta von *S. zonaria* aus drei Schichten besteht. Das Ektoderm, das als mittlere Schicht erscheint, hat kaum etwas mit der von Heider so genannten ektodermalen Basalplatte von *S. fusiformis*[1] gemein, sondern besteht aus großen und saftigen Zellen (Fig. 25 *Ep*). Die Blutknospe (*Bl.k*) hat sich auch besonders entwickelt und eine große Menge kleiner Zellen gebildet, die innen in der becherförmigen Erweiterung des Stieles liegen und sich zungenartig nach unten erweitern (Fig. 26).

Mit der Zeit wird das Placentalorgan kugelförmig, trennt sich immer mehr von der Basis der Athemhöhle und schnürt sich endlich von ihr ganz ab. So treffen die Ränder des Epithels, die sich aus Blastocyten gebildet haben, zusammen, und das ganze, wie schon

[1] l. c. pag. 404. Über diesen Punkt äußert sich Heider folgendermaßen: »Der Embryo ist demnach in allen seinen Entwicklungsstadien ringsum von Ektoderm umgeben« und weiter: »die ektodermale Basalplatte ist als eine umgewandelte Ektodermpartie zu betrachten«. Nach meiner Anschauung ist 1) der Embryo von *S. fusiformis* nie rings von Ektoderm umgeben, und 2) ist die Basalplatte nicht ektodermal, sondern besteht aus umgewandelten Kalymmocyten.

bewiesen war, aus Kalymmocyten bestehende Gebilde gelangt in die Athemhöhle, um dort zu degeneriren.

In der Athemhöhle kommen besondere embryonale, freie Zellen vor, die durch die Löcher der nicht vollständig ausgebildeten Wand dieser Höhle hineingelangen (Fig. 26 *em.z*).

2. Salpa musculosa-punctata.

Die ersten Vorgänge bei der Furchung des Eies dieser Salpe sind von Salensky genau beschrieben worden und scheinen ähnlich wie bei anderen Salpen zu verlaufen. Vom frühesten von mir beobachteten Stadium habe ich in Fig. 28 und 29 (Taf. 14) zwei Querschnitte abgebildet. Auf dem einen sind 4 Blastomeren getroffen (I, I und II, II), von welchen 2 noch nicht völlig von einander geschieden sind und einen spindelförmigen Kern zeigen, während die anderen 2 bereits selbständig geworden sind. Der andere Querschnitt lässt die 2 ersten Blastomeren wahrnehmen (I, I); die 2. Blastomerengruppe ist nicht mitgetroffen, aber es giebt noch eine 3. (III, III), bei welcher die eine Blastomere bereits getheilt ist: aus ihr sind 2 kleine helle Blastomeren entstanden, welche ganz verschieden von den übrigen sind und stark lichtbrechende Punkte in ihren Kernen enthalten.

Aus dieser Beschreibung kann mit vollem Rechte der Schluss gezogen werden, dass es bei *S. punctata* und *zonaria*, auch bei mehreren anderen Salpen ein charakteristisches Furchungsstadium giebt, in welchem der Keim aus sechs Blastomeren besteht, von welchen 2 etwas größer (I) und 4 kleiner sind (II und III). Das beschriebene Stadium besitzt eine Follicularhöhle, welche von den Blastomeren durch eine Schicht Kalymmocyten getrennt ist.

Die folgende Entwicklungsstufe (Fig. 30) zeigt eine geräumige Höhle, die den Blastomerenkeim jedoch in der Weise umgiebt, dass er durch den Stiel, auf welchem er sitzt, mit der Follikelwand verbunden bleibt. Die Zahl der Blastomeren hat ziemlich bedeutend zugenommen, und man unterscheidet von ihnen 2 Arten: 1) große, trübe, mit hellem Kern, und 2) kleine helle Blastomeren, deren Kern mit glänzenden Körnchen versehen ist. Die letztere Art vermehrt sich lebhaft, so dass oft Zellen mit zwei Kernen zu treffen sind[1].

[1] Diese beiden Arten Blastomeren sind von Salensky erkannt worden, wie man aus seinen Abbildungen deutlich ersieht, obwohl im Texte deiser Unterschied unerwähnt geblieben ist.

Die Vermehrung der Blastomeren schreitet immer weiter fort; auch die Zahl der Kalymmocyten nimmt zu, und man nimmt hierbei eine bei Salpen ziemlich häufige Erscheinung wahr, nämlich eine Ablagerung von Dotterelementen in den trüben Blastomeren. Diese Ablagerung geschieht in den peripheren, der Follicularhöhle zugewandten Theilen der Blastomeren und besteht aus länglichen, wie Palissaden stehenden Dotterpartikelchen. — In meiner Schrift über die Embryologie von *S. democratica* habe ich mich gegen die Vermuthung von Heider, wonach diese Ablagerungen keine Dotterpartikelchen, sondern von den Blastomeren verzehrte Follikelzellen seien, ausgesprochen. Jetzt kann ich meine Meinung bekräftigen und ganz positiv behaupten, dass in den als Dotterplättchen bezeichneten Gebilden niemals eine Spur von Kernen zu sehen ist.

Sehr lehrreich erscheint ein Schnitt durch das nächste Stadium (Fig. 31). Die grobkörnigen trüben Blastomeren *Bl* haben ein sonderbares Aussehen angenommen: sie ziehen sich der Länge nach, in der Richtung der Peripherie des Embryos aus, werden biscuitförmig und äußern eine starke Tendenz zur Theilung. In Fig. 32 sehen wir eine Blastomere mit 2 Tochtersternen; zur Seite befindet sich eine andere Blastomere, von der sich bereits eine Zelle abgetrennt hat, und außerdem noch 2 weitere große Zellen, deren Abkunft von Blastomeren zweifellos ist. Es wäre richtiger, die erwähnte Theilung als eine Knospung aufzufassen, da die Theilproducte verschieden groß sind, und die abgetrennten Zellen hier als Blastocyten zu bezeichnen sind. Ferner können wir auf dieser Abbildung ganz leicht die wahren, der Follikelwand entstammenden Kalymmocyten von den für den Embryo ein becherförmiges Polster bildenden Zellen des Follikelhügels unterscheiden und auch eine den Embryo ganz oberflächlich überziehende Membran sehen. Um eine peripherische Lage zu gewinnen, arbeiten sich die Blastocyten durch die Kalymmocyten hindurch. Der Embryo hat eine asymmetrische Gestalt, sein Scheitelpunkt liegt seitlich, und die Blastocyten lagern sich längs seiner flachen Seite. In der Tiefe dieses Schnittes sowohl, als auch des folgenden, an dem die Entstehung der Faltenhülle schon zu bemerken ist, sind helle Blastomeren *bl* zu finden.

Auf Fig. 32 ist die Follicularhöhle sehr reducirt, aber doch noch vorhanden; Fig. 33 hingegen zeigt anstatt der Höhle zwei Spalten, von denen ich nicht bestimmt angeben kann, ob es Reste der Follikelhöhle, oder selbständig entstandene Schlitze sind. Jedenfalls wäre es nicht unmöglich, dass die Spalte *Fl.h* die künftige Amnionhöhle,

und die Spalte *Cl* die Cloake darstellt. Von dem nächsten Stadium habe ich nur einen Theil eines Schnittes abgebildet (Fig. 34). Den Scheitel desselben nehmen zwei Abkömmlinge der hellen, so charakteristischen Blastomeren ein, zu deren Seiten einfache Blastocyten mit Dotterverdichtungen zu sehen sind. Wenn wir diesen Schnitt mit den späteren vergleichen, so werden wir uns davon überzeugen, dass an der Stelle der hellen Zellen das eigentliche, definitive Ektoderm, und an der Stelle der Blastocyten das provisorische Ektoderm entsteht. Die hellen Zellen bilden einen ganzen Streifen, längs dessen das Ektoderm sich entwickelt; diese Zellen sind oft in Theilung begriffen (Fig. 35). Zu derselben Zeit zieht sich die Zellenschicht der Athemhöhle der Mutter vom Embryo zurück, und letzterer kommt frei zu liegen.

Um die Verhältnisse der Spalten zu erklären, bitte ich den Leser seine Aufmerksamkeit auf Fig. 36 zu richten. Die sogenannte Amnionhöhle von Heider, die nichts mit den Höhlen der entwickelten Salpe zu thun hat, liegt ganz horizontal, und die Cloakenspalte befindet sich über derselben Amnionhöhle und communicirt wahrscheinlich anfänglich mit ihr, um sich erst später ganz abzutrennen. Mit der Ausbildung und Ausbreitung der Spalten umwachsen die Faltenhüllen den Embryo nach und nach. Sie erheben sich von allen Seiten und gehören ausschließlich dem Mutterthiere an. Auf Fig. 39 (Taf. 15) bemerken wir, dass eine Stelle von den Falten unbedeckt bleibt, und gerade hier ist eine Epithelscheibe zu bemerken. Ferner finden wir, dass die Blastocyten sich nicht alle in Ektodermzellen verwandelt haben: es ist da ein Blastocyt übrig, woran sogar die Theilung nicht zu Ende gekommen ist, der, so zu sagen, die Ektodermnatur noch nicht angenommen hat. Am besten ist die Entstehung des Ektoderms auf Fig. 37 und 38 zu sehen; überhaupt an der letzteren Figur bemerken wir einen Blastocyten, der ganz oberflächlich liegt, mehrere Kerne einschließt und sicher mehrere Ektodermzellen bilden wird. Diese Art der Ektodermentstehung ist schon von Salensky beobachtet worden, indem er sagt[1]: »der Ektodermkeim bedeckt in Form einer Kappe die Embryonalzellenmasse und ist mit der letzteren nur auf dem oberen Theil verbunden« (ein Ausdruck, der die Verhältnisse ziemlich genau erörtert). »Die Ränder der Kappe bleiben frei« (was auch in meiner Fig. 39 genau angegeben ist) und weiter: »an einigen Schnitten bemerkt man an

[1] l. c. pag. 333.

ihm [Ektodermkeim] ziemlich große cylindrische Zellen, welche sich hauptsächlich im mittleren Theile des Embryo befinden.« Diese Cylinderzellen sind gewiss nichts Anderes als Blastocyten.

Wenn die Faltenhüllen eine bestimmte Höhe erreicht haben, so ist da, wo sie die Ränder der von SALENSKY so genannten Kappe berühren, eine höchst sonderbare Erscheinung zu bemerken: die seitlichen Theile des Ektodermkeims, die von den Falten bedeckt werden, treten in sehr innige Verbindung mit den Zellen der inneren Lamellen (Fig. 39 und 40), das heißt, es werden von beiden Seiten Pseudopodien entwickelt, die zusammenfließen und nur linsenförmige Räume zwischen sich übrig lassen. Dieses Zusammenwachsen des peripherischen Ektodermkeimes mit der Faltenhülle wird immer inniger, die Zwischenräume der Zellen der beiden Schichten verschwinden, und schließlich wird die Verschmelzung vollständig. Obwohl die wahre Natur dieser Erscheinung früher nicht richtig erkannt worden ist, so hat sie SALENSKY doch gesehen, wenn er Folgendes (pag. 341) sagt: »die Zellen des Ektodermkeimes zeichnen sich durch eine eigenthümliche Beschaffenheit aus, indem sie an ihren freien Oberflächen mit zugespitzten pseudopodienähnlichen Fortsätzen versehen sind. Dieselben scheinen bis zur Oberfläche der Faltenhülle zu reichen und mit den Zellen der letzten sich zu verbinden.« Das definitive Schicksal der erwähnten Erscheinung hat er aber nicht erkannt, da er fortfährt: »diese Fortsätze bleiben nur bestehen, während die Faltenhülle den Embryo bedeckt; später wird die Oberfläche des Ektodermkeimes ganz glatt.«

Ehe wir aber die definitiven Veränderungen des eigentlichen und des provisorischen Ektoderms verfolgen, wollen wir zuvor die Entstehung der inneren Organe aus einander setzen. Ich muss dabei gestehen, dass meine eigenen Beobachtungen etwas lückenhaft sind. Obwohl ich ein außerordentlich reiches Material von Salpen aus Villafranca bezogen habe, so bleiben die Beobachtungen immer lückenhaft, da es sich um solche Formen handelt, die nicht cultivirt werden können, und deren Vorkommen vom Zufall abhängt. Man kann Jahre lang warten, bis man gerade das nöthige Stadium findet, und desswegen lässt sich die bedauerliche Lücke besser später ausfüllen. Auf der schon erwähnten Fig. 39 sehen wir, dass die Cloacalhöhle noch keine ganz ausgebildeten Wände besitzt, und dass sie theils von einer unregelmäßigen Schicht Kalymmocyten, theils von cylindrischen Zellen, die von Blastocyten abstammen (*bc*), begrenzt ist. Die Blastocyten sind hier in reger Theilung.

Ein etwas weiteres Stadium der Entstehung der Cloacalwände ist auf Fig. 40 zu sehen. Die Cloacalhöhle sieht wie eine Spalte aus, und ihre Wände sind aus palissadenartig stehenden Zellen gebildet. Eine Anzahl von Blastocyten hat sich noch nicht verändert, und dieses sind große, saftige Zellen (*bc*) mit mehreren Kernen. Mit ihrer Ausbildung wird die cloacale Wand vollständig constituirt.

In gewisser Beziehung kann in diesem Falle (für *Salpa punctata*) die Anschauung von Brooks über den plastischen Process zwar nicht gerade angenommen, aber doch verstanden werden; ich will damit sagen, dass ein Ersatz der Kalymmocyten durch Blastocyten nicht stattfindet, sondern letztere sind zwischen erstere eingedrungen, um die eigene Wand, die früher überhaupt nicht vorhanden war, auszubilden. Rechts von der Spalte befinden sich Blastocyten, deren Rolle bei der Ausbildung sehr groß ist: sie theilen sich rasch und bilden einen Haufen Zellen, der mit der unteren Wand der Cloake zusammenwächst.

Auf einem der nächsten Schnitte (Fig. 41) finden wir eine vollständig ausgebildete Cloakenhöhle, deren Wand nach unten einen Vorsprung aus plastischen Zellen bildet, der wie ein Knopf der Wand aufsitzt und aus den in Haufen liegenden Blastocyten der vorigen Figur besteht. Beiläufig sei gesagt, dass das definitive Ektoderm hier eine besondere Kappe bildet, die sehr deutlich von dem grobkörnigen, provisorischen Ektoderm getrennt ist. Die Umwachsung des Embryos durch die Faltenhüllen hört hier nicht auf, da der Ektodermkeim ebenfalls bedeckt wird, jedoch fließen hier seine Elemente nicht mit der Faltenhülle zusammen, wie wir es für das provisorische Ektoderm gesehen haben. In dem nächsten Stadium (Fig. 42) treffen wir in dem erwähnten Vorsprung eine längliche Höhle, die als eine Art Spalte entsteht — es ist die Pharynxhöhle (*Px.h*).

Wenn wir diesen Vorgang mit dem vergleichen, der nach Heider bei *Salpa fusiformis* vorkommt, so ist eine gewisse Ähnlichkeit nicht zu verkennen. Zuerst sei gesagt, dass die Höhle *am.h* in unseren Fig. 36, 39, 40, 41 und 42 nichts Anderes als die Heider'sche »Amnionhöhle« ist, mit dem bedeutenden Unterschiede jedoch, dass sie in unserem Falle keine eigenen, aus plastischen Elementen (nicht aus Kalymmocyten) bestehenden Wände besitzt, sondern einfach ein Zwischenraum ist, der die mütterliche Placenta von einem Kalymmocytenhaufen trennt; es ist also kein provisorisches Organ, wie es

Heider für *S. fusiformis* annimmt[1]. Es ist mir wohl erlaubt, hier ein Gebilde zu besprechen, das Heider mit dem Namen Amnionfalte bezeichnet und das auch bei *S. punctata* vorkommt. Was Heider darunter versteht, wird aus folgendem Satze klar (pag. 401): »der Embryo ist nicht mit seiner ganzen unteren Fläche auf der Placenta festgewachsen, sondern nur mittels einer ringförmigen, von seinen seitlichen Partien ausgehenden und nach unten wachsenden Ektodermfalte, der Amnionfalte.« Nach dem, was ich überhaupt bei verschiedenen Salpen gesehen habe, kann ich die Amnionfalte nicht als ein besonderes Organ auffassen. Wenn wir Fig. 41 betrachten, so wird uns genügend klar, was bei *S. punctata* als Amnionfalte zu bezeichnen sein wird. Das provisorische Ektoderm nämlich, das innig mit der inneren Lamelle zusammengewachsen ist, erweitert sich nach unten gerade bis zu dem Punkte *k*, wo die Placenta mit der Blutknospe durch eine Zellenlamelle (*z.l*) vereinigt ist. Von dem Punkte *k* nach oben verläuft innerlich eine Zellschicht, die der Placenta angehört, und äußerlich das provisorische Ektoderm; diese zwei Schichten bilden nach Heider die Amnionfalte. Diese Anschauung ist unhaltbar, da die zwei Schichten ganz verschiedene Gebilde sind, die nur zufällig neben einander liegen. Eine weitere Behauptung von Heider über das Schicksal der Amnionfalte ist auch nicht annehmbar; er findet, sie gehe zu Grunde, sagt aber nebenbei (pag. 403): »wenn man die spätere Entwicklung der Amnionfalte überblickt, so ergiebt sich, dass dieselbe nicht vollständig rückgebildet wird, sondern dass einzelne Theile derselben als Constituenten des Embryos der späteren Stadien erhalten bleiben« und weiter: »das äußere Blatt der Amnionfalte geht zum großen Theil in die Bildung der Epidermis der jungen Solitärform über«. Nach dem, was wir noch sehen werden, bildet das äußere Blatt das provisorische Ektoderm, welches ganz unabhängig von der wahren Epidermis der Solitärform ist.

Die Fig. 43 stellt ein Stadium vor, wo die Cloakalhöhle von der Pharynxhöhle sich gesondert hat — eine Erscheinung, die davon abhängt, dass theils etliche Zellen des Zwischenraumes (Fig. 42) locker geworden, theils Kalymmocyten hineingedrungen sind. Bald aber nähern sich die beiden Höhlen, es brechen, wie es Salensky

[1] Nach der Meinung von Heider sind die eigenen Wände dieses Gebildes aus Blastomeren entstanden, da die Kalymmocyten schon längst zu Grunde gegangen sind, eine Anschauung, die ich überhaupt nicht theilen kann, da ich glaube, dass die Kalymmocyten bei *S. fusiformis* sowohl als auch bei allen anderen Salpen bis zu den spätesten Entwicklungsstufen erhalten bleiben.

beschrieben hat, die seitlichen Kiemenspalten durch, und es entsteht das Kiemenband (Fig. 51).

Auf der schon erwähnten Figur 42 sahen wir, dass das eigentliche Epithel einen von den Faltenhüllen bedeckten Hügel *Ep'* bildet, in dem die Zellenelemente angehäuft erscheinen und im Mittelpunkte eine feine Spalte erkennen lassen, um welche sich die Zellen gruppiren. Dieser ist das wahre Epithel, welches von dem Hügel aus sich erweitert und das seitlich gelegene, mit dem inneren Blatt der Faltenhülle verwachsene immer mehr zur Seite schiebt. Dieser Process ist bei *S. punctata* innig mit der Verschiebung der Faltenhüllen verbunden, wie es die Figur lehrt. Hier sieht man, dass das definitive Epithel sich immer mehr ausdehnt und so das provisorische, so zu sagen falsche, allmählich zur Seite schiebt; da aber letzteres mit der Faltenhülle verwachsen ist, so wird diese eo ipso auch zur Seite geschoben, und der Embryo wird auf diese Weise zu gleicher Zeit mit einem neuen Epithel überzogen und von der Faltenhülle befreit. Wenn wir das definitive Epithel bei seiner Ausbildung betrachten, so finden wir, dass es eine ganz außerordentliche Tendenz zum Auswachsen manifestirt: seine Zellen befinden sich in einer beständigen und regen Theilung (Fig. 50 u. 51 *Ep'*) Man sieht kaum eine Zelle, in der nicht zwei, drei, vier gleich große Kerne vorhanden wären, oder es kommen in einer Zelle ein oder zwei kleinere und ein großer Kern, der bisquitförmig ist, vor. Dabei ist zu bemerken, dass die Theilung der Kerne höchst selten karyokinetisch, sondern fast immer direct vor sich geht. Das Aussehen des neuen, proliferirenden und des alten zu Grunde gehenden Epithels ist ganz und gar verschieden: jenes besteht aus verhältnismäßig kleinen, cylindrischen dicht angeordneten Zellen (*Ep'*), während dieses (Fig. 50 u. 51) blasig und aufgetrieben erscheint und große Kerne hat (*Ep*). Der Übergang ist auf der Abbildung mit zwei nicht so großen, aber doch bedeutenden Zellen angegeben. Das innere Blatt der Faltenhülle wird zu gleicher Zeit stark verändert: wir haben schon gesehen, dass es mit der falschen Epidermis zusammenwächst, aber zuerst noch von ihr abgegrenzt ist (Fig. 49) und wie eine Schicht von ungleich großen Zellen aussieht; später aber, wenn die bleibende Epidermis frei wird, ist ihre Vereinigung mit der Faltenhülle so innig, dass wir in den meisten Zellen zwei Kerne treffen — einen großen, der der Epidermiszelle angehört, und einen kleinen, der von der Zelle der Faltenhülle abstammt (Fig. 50 *Fh*).

Damit ist die Veränderung des falschen Epithels nicht abge-

schlossen. Es scheint eine bedeutende Rolle in der Ökonomie des Embryos zu spielen: auf dem Schnitte (Fig. 42 u. 49 *gz*) haben seine Zellen Vacuolen, mit kleinen, der Epidermis fremden Zellen im Inneren, Zellen, die in Degeneration begriffen sind: sie sehen klumpig aus, ihre Kerne erscheinen homogen und stark lichtbrechend. Die Vacuole, welche die absorbirte Zelle umschließt, ist viel größer als die Zelle selbst; in einigen Vacuolen liegt anstatt der Zelle nur ein grobkörniger Klumpen (Fig. 49). Kurz, wir haben einen Process vor Augen, welchen wir dahin deuten, dass die im Inneren des Embryos zurückgebliebenen Kalymmocyten von den Epidermiszellen aufgefressen werden. Dieser Vorgang erscheint um so sonderbarer, als hier als Phagocyten nicht Entoderm- oder Mesenchymzellen auftreten, sondern Ektodermelemente. In Fig. 50 scheint dieser Process zu Ende gekommen zu sein, da die Epithelzellen keine Kalymmocyten mehr einschließen, und wenn Vacuolen vorhanden sind, so sind sie entweder ganz leer oder enthalten grobkörnige Reste der Zellen. In der Litteratur habe ich nur eine Arbeit gefunden, die auf einen ähnlichen Process hindeutet, nämlich VAN REES[1] theilt den »Chorocyten« (Wanderzellen) außer anderen wichtigen Functionen die Aufgabe zu, in kräftig wachsende Gewebe (Epithel der Kiemen und Flossen von *Torpedo*-Embryonen, Haut und Darm der Puppen von *Musca*) einzudringen und durch ihren Untergang Material zu liefern.

Wenn wir diese sonderbare Entstehung der Epidermis und die Abstreifung der Faltenhüllen bei den anderen Salpen suchen, so werden wir gewiss etwas Ähnliches bei *S. fusiformis* finden. HEIDER drückt sich über diesen Gegenstand so aus (pag. 430): »die Ektodermzellen erscheinen in den oberen Partien des Embryos kleiner und dichter gelagert, als in den seitlichen Theilen, wo sie sich durch Vacuolenbildung im Bereiche ihres Zellprotoplasmas auszeichnen.« Andere Schlüsse hat HEIDER aus diesem Processe nicht gezogen, obwohl die weiteren Vorgänge dieselben sein müssen, wie bei *S. punctata*. Zu gleicher Zeit mit der Enthüllung der wahren Epidermis ist die Entstehung des Pericardiums zu constatiren; nämlich im Grunde der Athemhöhle vermehren sich an einem bestimmten Punkte die Zellen seiner Wand und bilden einen Zellhaufen (Fig. 53), in dem eine kleine Höhle erscheint. Mit der Zeit

[1] J. VAN REES, De beteekenis der chorocyten voor den graad der voeding van snel groeiende weefsels. in: Feestbundel Donders-Jubiléum 1888 pag. 294—307 Taf. 7.

(Fig. 54) wird die Höhle größer, der Zellhaufen trennt sich von der Wand der Athemhöhle ab und wird zu einem länglichen Bläschen — es ist das Pericardium. Die Entstehung des Herzens ist in Fig. 55 abgebildet. Das Pericardium liegt hier dicht an der Wand der Athemhöhle, und das entstehende Herz erscheint wie eine Einstülpung seiner Wand, die aber noch mit der Leibeshöhle communicirt. In Bezug auf den Darm ist die Thatsache hervorzuheben, dass er sich bei allen Salpen, also auch bei *S. punctata*, als eine Ausbuchtung der Athemhöhle entwickelt, sich dabei knieartig krümmt und in der Nähe seines Entstehungsortes wieder in die Athemhöhle durch den After einmündet. Außerdem ist es auch für alle Salpen eine constante Erscheinung, dass der Darm sich außerordentlich spät anlegt, wenn alle Organe schon entwickelt sind. A priori muss man annehmen, dass die Ernährung des Embryos in einer specifischen Weise schon vor der Ausbildung des Darmes statt hat. Erstens ist es, wie wir wissen, die Placenta, und zweitens sind es die Kalymmocyten, die in die Athemhöhle hineindringen und als Nahrung für den Embryo dienen müssen. Im Einklange mit dieser Behauptung steht die Thatsache, dass im Grunde der schon ausgebildeten Athemhöhle, wenn der Darm sich eben anlegt, besondere einzellige Drüsen vorhanden sind (Fig. 52 *Dr*), die bei der erwachsenen Form nicht vorkommen und die vielleicht in directer Beziehung zu der Verdauung stehen. Da wo Drüsen vorkommen, sind, wie die Abbildung zeigt, Kalymmocyten in der Athemhöhle vorhanden, die im Zerfalle zu sein scheinen. Man darf vermuthen, dass die Athemhöhle im Embryo als Darm functionirt. — Bei S. *punctata* ist die Entstehung des Mesoderms leicht zu studiren. Nämlich nach der Ausbildung des Kiemenstranges werden einige Zellen an der dorsalen Seite der Athemhöhle größer und reihen sich palissadenartig an einander (Fig. 45). Die Bedeutung dieser Zellen ist mir unbekannt geblieben, aber zu beiden Seiten dieses Gebildes fangen die Wandzellen der Athemhöhle an, sich zu vermehren, und treiben die Wand buckelförmig zu beiden Seiten auf. Fig. 46 zeigt uns, dass die Kerne der Zellen dieser Auftreibung sich in lebhafter Theilung befinden. Dieser Process führt zur Entstehung von Mesoderm. Später breitet sich diese Mesodermmasse auf die seitlichen Wände der Athemhöhle aus (Fig. 47 und 51), denen sie als Polster anliegt, wobei sie aber mit der Athemhöhle den Zusammenhang nicht verliert. Dieses Mesoderm, das anfänglich als eine ununterbrochene Schicht die Athemhöhle äußerlich bedeckt, spaltet sich später der Länge nach

in Bänder, die sich in Muskeln umwandeln. Ein solcher Muskel ist in Fig. 48 abgebildet; als eine Eigenthümlichkeit sehen wir hier, dass die Muskelfibrillen sich peripherisch abgelagert haben und die innere Mesodermzellenmasse von allen Seiten umgeben.

In meiner früheren Schrift[1] habe ich mich schon über die definitive Rolle der Kalymmocyten ausgesprochen: ich habe für S. *pinnata* gezeigt, dass die gegenseitige Verzehrung dieser Elemente höchst lebhaft vor sich geht: nicht nur kommen in der Leibeshöhle dieser Salpe Phagocyten vor, die im Inneren Reste von anderen Zellen enthalten, sondern die verzehrten Zellen schließen ihrerseits noch unverdaute Zellfragmente ein. Bei S. *punctata* ist zwar dieser Process nicht so sehr lebhaft, aber von dem Stadium der Fig. 42 an, wo die ganze Leibeshöhle noch von Kalymmocyten eingenommen wird, bemerken wir doch das erwähnte gegenseitige Verzehren (Fig. 44). Dieser Process erscheint aber nur als Einleitung zu einem allgemeinen Zerfall der Kalymmocyten. Wenn wir uns daran erinnern, dass die Ektodermzellen auch ihrerseits einen lebhaften Antheil an dem Zugrundegehen der Kalymmocyten nehmen, so wird uns genügend klar sein, dass die erwähnten zwei Factoren bedeutend genug sind, um die Kalymmocyten ganz zu vernichten.

Villafranca, den 30. Januar 1896.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 13—15.

Fig. 1—24 beziehen sich auf *Salpa zonaria*, die übrigen auf *S. punctata*.

am.f Amnionfalte.
am.h Amnionhöhle.
at Athemhöhlenepithel.
At.h Athemhöhle.
bc Blastocyte.
bl Blastomere (kleine).
Bl Blastomere (große).
Bl.k Blutknospe.
Cl Cloake.
Dm Darm.
Dr Drüse.
dt Dotter.
Elb Eläoblast.
em.z embryonale Zellen.
end Endostyl.
Ep' definitives Epithel.
Ep provisorisches Epithel.
ep.h Epithelialhügel.
f.ep Follikelepithel.
Fh Faltenhülle.
Fl.h Follikelhöhle.
gz zur Nahrung aufgenommene Zellen.
h Herz.
iM innere, plastische Zellenmasse.
K Kieme.
Km Kalymmocyten 1. Ordnung.
Km' Kalymmocyten 2. Ordnung.
Ms Mesoderm.
n.bl Nährblastomeren.
p.bl plastische Blastocyten.
pc Pericardium.
Px.h Pharynxhöhle.
Pl Placenta.
Pl.or Placentalorgan.
pr.at provisorisches Epithel der Athemhöhle.
pz Polzelle.
zl Zellenmasse.

[1] Tunicatenstudien pag. 342.

Taf. 13.

Fig. 1. Ei vor der Befruchtung.
Fig. 2. Ei nach der Befruchtung. Zwei Polzellen haben sich vom Eie abgetrennt.
Fig. 3. Das Ei ist in 2 Blastomeren zerfallen. Es ist nur eine Polzelle durch den Schnitt getroffen.
Fig. 4. Das Ei ist in 4 Blastomeren (2 größere und 2 kleinere) zerfallen.
Fig. 5. Das in 6 Blastomeren getheilte Ei (es sind vom Schnitte nur 4 getroffen) wird von Kalymmocyten umwachsen. 3 Polzellen.
Fig. 6. Das Ei ist von Kalymmocyten (*Km*) umwachsen und in 6 Blastomeren (2 größere und 4 kleinere) zerfallen.
Fig. 7. Dasselbe Bild, wie Fig. 5. Die Kerne der Blastomeren theilen sich mitotisch.
Fig. 8. Es entstehen kleine Blastomeren.
Fig. 9. Die Blastomeren haben sich bedeutend vermehrt und neben den großen (*Bl*) sind kleine (*bl*) zu sehen. Die innere, die Blastomeren enthaltende Zellmasse ist an einem bestimmten Punkte dem Follikel angewachsen.
Fig. 10. Die Blastomeren enthalten nadelförmige Dotterablagerungen, und ihre Kerne sind in Mitose. Um den Kern hat sich der Dotter (*dt*) linsenförmig abgelagert.
Fig. 11. Als Resultat der in der vorigen Figur sichtbaren Blastomerentheilung sind Nährblastomeren (*n.bl*) und plastische Blastomeren (*p.bl*) entstanden.
Fig. 12. Schnitt durch eine andere Stelle desselben Stadiums.
Fig. 13. Die plastischen Blastomeren sind in reger Theilung begriffen.
Fig. 14. Die plastischen Blastomeren (*p.bl*) haben Blastocyten (*bc*) gebildet, neben denen blasse, zu Grunde gehende Kerne von Kalymmocyten zu sehen sind. Es treten Blastocyten aus und lagern sich unter dem Epithelhügel, um das eigentliche Epithel (Ektoderm) zu bilden. Kalymmocyten 2. Ordnung (*Km'*) dringen in den Follikel zu beiden Seiten ein.
Fig. 15. Dauernde Blastocyten und zu Grunde gehende Kalymmocyten (*Km*).
Fig. 16. Die Kalymmocyten 2. Ordnung haben die innere plastische Zellenmasse vollständig umwachsen und die Follikelhöhle eingenommen. Anlage der Cloake. Die das Epithel ausbildenden Blastocyten sind allesammt ausgewandert.
Fig. 17 und 18. Zwei Schnitte durch denselben Embryo. Die Kalymmocyten haben 2 seitliche concentrische Massen gebildet. Die innere plastische Zellenmasse ist nur auf dem einen Schnitte getroffen, neben ihr liegen Zellen, die das Athemhöhlenepithel (*at*) bilden. Das eigentliche Epithel hat den Embryo umwachsen, aber das Follikelepithel (*f.ep*) ist noch vorhanden.
Fig. 19. Die Zellen der inneren Masse haben sich verbreitet und trennen die Kalymmocyten-Anhäufungen (*Km'*) von einander.
Fig. 20. Man sieht, dass die Cloake (*Cl*) eine Abtheilung der Athemhöhle ist.

Tafel 14.

Fig. 21. Das Epithel der Athemhöhle ist fertig; man unterscheidet darin das eigentliche (*at*) von dem provisorischen (*pr.at*) Epithel.
Fig. 22. Die Kalymmocyten-Anhäufungen (*Km'*) gehen zu Grunde, das Athemhöhlenepithel hat sich noch nicht geschlossen. Es bildet sich ein Placentalorgan (*Pl.or*) aus.
Fig. 23. Die Ausbildung des Athemhöhlenepithels hat Fortschritte gemacht.

Fig. 24. Derselbe Embryo. Cloake und Athemhöhle sind fast ganz fertig.
Fig. 25. Im Embryo entsteht die Anlage der Kieme. Das Placentalorgan bildet eine voluminöse Masse, in der 3 Zellschichten zu unterscheiden sind. Die Kieme ragt in die Athemhöhle hinein.
Fig. 26. Die Kieme hat sich von der Athemhöhlenwand getrennt und erscheint als ein Strang. Das Epithel des Epithelialhügels hat sich vom Embryo abgelöst und ist im Zerfall.
Fig. 27. Das Pericardium ist entwickelt, der Eläoblast angelegt und eine Hälfte des Endostyls (*end*) vorhanden.
Fig. 28 und 29. Furchung des Eies. Der Keim besteht aus 3 Paar Blastomeren (I, II und III). Eine der III. Blastomeren hat sich in 2 helle Zellen getheilt. Die Kalymmocyten haben die Blastomeren noch nicht vollständig umwachsen.
Fig. 30. Die Blastomeren theilen sich weiter.
Fig. 31. In den Blastomeren haben sich Dotterkörper abgelagert.
Fig. 32. Von den Blastomeren trennen sich peripherisch Zellen (Blastocyten) ab.
Fig. 33. Weitere Theilung der Blastomeren.
Fig. 34 und 35. Da, wo das definitive Ektoderm entsteht, liegen kleine, helle Blastomeren (Blastocyten), die oft in Theilung sind.
Fig. 36. Cloake (*Cl*), Athemhöhle (*at*) und Faltenhüllen sind angelegt.
Fig. 37 und 38. Ausbildung des bleibenden Epithels.

Tafel 15.

Fig. 39. Das bleibende Epithel (*Ep'*) bildet eine Kappe, an deren Entstehung Blastocyten Antheil nehmen. Das provisorische Epithel (*Ep*) verwächst mit der inneren Lamelle der Faltenhülle (*Fh*). An der Ausbildung der Cloakalwände betheiligen sich ebenfalls Blastocyten.
Fig. 40. Weitere Ausbildung der in Fig. 39 angegebenen Organe. Blastocyten kommen in großer Anzahl dort vor, wo die Zellenmasse entsteht, die zur Bildung der Athemhöhle dient.
Fig. 41. Die Cloake ist innig mit der Zellenmasse verbunden, die zur Ausbildung der Athemhöhle (*At.h*) dient.
Fig. 42. Cloake und Athemhöhle erscheinen als Spalten. Das definitive Epithel (*Ep'*) bildet einen Hügel. Die Kalymmocyten sind ein lockeres Gewebe, dessen Zellen von dem Epithel sowohl als auch gegenseitig verzehrt werden (*gz*). Die Epithelialkappe wird von der Faltenhülle bedeckt.
Fig. 43. Cloake und Athemhöhle trennen sich.
Fig. 44. Gegenseitige Verzehrung der Zellen des lockeren Gewebes.
Fig. 45 und 46. Entstehung des Mesoderms.
Fig. 47. Ausbreitung des entstandenen Mesoderms über die Wand der Athemhöhle.
Fig. 48. Entstehung der Muskelfibrillen in den Mesodermzellen.
Fig. 49. Zusammenwachsen der inneren Lamelle der Faltenhülle mit dem provisorischen Epithel (*Ep*), welches aufgefressene Zellen enthält.
Fig. 50. Das definitive Epithel (*Ep'*) wächst außerordentlich rasch. Die innere Lamelle der Faltenhülle ist nicht mehr von dem provisorischen Epithel (*Ep*) zu unterscheiden.
Fig. 51. Das definitive Epithel schiebt bei seiner Ausdehnung das provisorische und die Faltenhüllen aus einander.
Fig. 52. Die Wände der Athemhöhle enthalten Drüsen (*Dr*).
Fig. 53 und 54. Entstehung des Pericardiums.
Fig. 55. Entstehung des Darmes und Ausbildung des Herzens.
Fig. 56—60. Ausbildung der Kieme.

Haplodiscus Ussowii, eine neue Acöle aus dem Golfe von Neapel.

Von

Hippolyt Sabussow
in Kasan.

Mit Tafel 16 und 17.

Das Object der vorliegenden Untersuchung, eine acöle Auftrieb-Turbellarie, wurde im Jahre 1889 von meinem hochgeschätzten Lehrer, Herrn Privatdocent Ed. Meyer, während seines Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Neapel gefunden. Für die freundliche Überlassung dieses allem Anscheine nach seltenen Materials, bestehend aus einigen schön conservirten Exemplaren, sowie für die vielen mir zu Theil gewordenen Rathschläge, freue ich mich, ihm meinen tiefsten Dank aussprechen zu können. Auch sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. M. Ussow, in dessen Laboratorium diese Arbeit angefertigt wurde, hier meine ergebenste Anerkennung zum Ausdruck zu bringen dafür, dass er mit so vielem Interesse dem Fortgange meiner Arbeit gefolgt ist und mir stets mit Rath und That in liebenswürdigster Weise zur Seite gestanden hat.

Die besagten Turbellarien waren mit Sublimateisessig conservirt und in Alcohol von 80° aufbewahrt worden. Die Conservirung erwies sich bei der Untersuchung als durchaus zweckentsprechend, indem alle Elemente gut erhalten erschienen, und die Präparate im Allgemeinen schöne Bilder lieferten. Von den vier Exemplaren färbte ich drei mit Borax-Carmin und eins mit Carmalaun.

Um Schnittserien anzufertigen, benutzte ich die vorzügliche Photoxylin-Paraffin-Methode, welche zuerst von Kultschitzky in die

histologische Technik eingeführt und später von Ed. Meyer bedeutend verbessert wurde. Nach dieser Methode werden die gefärbten und entwässerten Objecte aus Alcohol von 95° in eine $^1/_2$ %ige Lösung von Photoxylin (in Alcohol von 95° und Äther zu gleichen Theilen) übertragen, worin sie etwa 24 Stunden bleiben, und kommen danach auf eben so lange successive in Photoxylinlösungen von 2 und 5%. Aus der letzteren wird dann das Object in einem Tropfen 5%igen Photoxylins auf eine Glasplatte gebracht und zur Erhärtung in ein Gefäß mit Chloroform gestellt. Der Photoxylintropfen wird hierbei zuerst trübe, hellt sich aber im Verlaufe von etwa 24 Stunden vollkommen wieder auf, was noch leichter geschieht, wenn man das Chloroform hierbei einmal wechselt. Das überflüssige Photoxylin wird dann mit einem scharfen Messer in einigem Abstande vom Object weggeschnitten, das so eingebettete Object von der Glasplatte abgeschoben und zuerst in einem Gemisch von Paraffin und Chloroform, darauf in reinem, geschmolzenem Paraffin bei ca. 55° C. etwa je eine Stunde erwärmt. Die definitive Einbettung erfolgt in der allgemein üblichen Weise. Die Schnitte habe ich mit Albumin-Glycerin (nach P. Mayer) aufgeklebt, dann nach einander mit Chloroform, Alcohol 90°, Alcohol 95° + Origanumöl, reinem Origanumöl, Origanumöl + Toluol behandelt und in Toluol-Canadabalsam eingeschlossen.

Der Vorzug der beschriebenen Methode besteht darin, dass man das in Paraffin eingebettete Object beim weiteren Einbetten in Paraffin leichter orientiren kann, ohne das Object selbst direct berühren zu müssen. Ferner erhält das Object in Folge der vollkommenen Durchtränkung mit Photoxylin eine weit gleichmäßigere Consistenz, indem das letztere, stark erhärtend, auch den weichsten Theilen eine Beschaffenheit verleiht, welche sie selbst von chitinösen Bildungen (z. B. Kapseln der Wintereier anderer Turbellarien) sich nur unbedeutend unterscheiden lässt und somit das Reißen der Schnitte verhindert. Auch bleiben bei dieser Methode alle Elemente viel besser erhalten, so dass man schöne klare Bilder bekommt, wie sie die einfache Paraffinmethode nicht liefert.

Bei der näheren Untersuchung erwiesen sich unsere Acölen als Vertreter der von Weldon (7) aufgestellten Gattung *Haplodiscus*. Alle vier Exemplare gehören zu einer Species, welche, wie weiter gezeigt werden wird, bisher nicht bekannt war und zu Ehren meines hochgeschätzten Lehrers den Namen *Haplodiscus Ussowii* erhalten mag.

Körperepithel.

Zum ersten Mal wird das Epithel der Acölen in der Monographie von v. Graff (4 pag. 4 u. a.) beschrieben, so wie es sich in der That repräsentirt. Dieser Forscher hat zuerst gezeigt, dass es bei *Amphichoerus cinereus* sich aus dreierlei Elementen zusammensetzt, nämlich aus echten Epithelzellen, interstitiellen Zellen und Drüsen. Er behauptet, dass einige Drüsen durch die Einwirkung der Reagentien ausgestoßen werden können, und dass so die flaschenförmigen Hohlräume zwischen den Epithelzellen entstehen. Nach v. Graff hat hier der basale Theil der Epithelzellen eine »alveoläre« Structur und bildet zahlreiche Zöttchen, zwischen welchen die interstitiellen Zellen, ausgezeichnet durch einen größeren und stärker färbbaren Kern, gelegen sind. Das Epithel entbehrt ferner einer membranösen Cuticula. Was man früher für eine solche gehalten hatte, ist nichts weiter, als die gefärbten Fußstücke der Cilien in ihrer Gesammtheit. v. Graff zeigte, dass diese Fußstücke sich in helle Zwischenglieder fortsetzen, welche bulbusartig anschwellen und endlich in die Cilien übergehen. Bei den übrigen Acölen verhält sich das Epithel ganz ähnlich.

Weldon (pag. 2), welcher den ersten Vertreter der Gattung *Haplodiscus* beschrieben hat, bestreitet die Anwesenheit eines Flimmerepithels überhaupt. Seiner Ansicht nach ist das Integument von *H. piger* eine bloße Cuticula, die ventral und dorsal verschieden beschaffen sei. Die ventrale Cuticula bestehe aus einer structurlosen oder fein granulirten Schicht, die dorsale dagegen aus zwei Schichten: einer äußeren homogenen und einer inneren fein gestrichelten. Böhmig (2) bemerkt nun mit Recht, dass die homogene Schicht einen Rest von Cilien darstelle, die innere Schicht aber der basalen kernführenden Partie der Epithelzellen selbst entspreche. Er liefert für die von ihm sehr ausführlich untersuchten Arten von *Haplodiscus* vom Epithel ein ganz ähnliches Bild, wie es v. Graff darstellt, indem er an jeder Zelle zwei Schichten unterscheidet, eine basale in kleine Zöttchen ausgezogene, und eine oberflächliche. Die Zellen aber, welche v. Graff als interstitielle bezeichnet, sind für Böhmig »indifferente Zellen oder eingewanderte Parenchymzellen«. Er fand sie bei *Haplodiscus* sehr selten. Das Plasma der basalen Theile der Epithelzellen ist fein granulirt und zuweilen gestreift. Die Streifen sollen in Verbindung mit den Cilien stehen. Bei *H. orbicularis* sah er in den Epithelzellen »eine sich an die Basalschicht anschließende und aus

feinen hellen Körnern bestehende Zone«. Diese verbindet sich durch sehr feine, zarte Stäbchen mit einer zweiten Schicht, welche aus dunklen dicken Knöpfchen besteht. Alle diese Einzelheiten kann man nur bei sehr starken Vergrößerungen unterscheiden (Ölimmersion $^1/_{12}$). Bei mittleren Vergrößerungen erscheint die ganze oberflächliche Schicht der Epithelzellen als eine »Cuticula«, d. h. als »eine doppelt contourirte dunkle Linie«. Die Cilien haben kolbig verdickte Basaltheile, welche mit den Fußstücken durch sehr zarte Fädchen zusammenhängen.

Die Körperdecke der von mir untersuchten *Haplodiscus* besteht aus platten Flimmerepithelzellen (Taf. 16 Fig. 2 *ep*), zwischen welchen zahlreiche Drüsen eingelagert sind. Die Höhe der Epithelzellen ist nach den Körperregionen verschieden. Gegen das vordere Ende des Körpers hin wächst sie allmählich und erreicht am Vorderrande ihr Maximum, nämlich etwa 7 μ. Der Kern der Epithelzellen misst im Durchmesser reichlich 5 μ und ist fast ganz kugelförmig. Das Chromatin ordnet sich am Lininnetze in Form zahlreicher, kurzer Fragmente an. Die Cilien sind am Vorderende 4 μ lang. An der ventralen Seite haben die Zellen eine Höhe von reichlich 5 μ, an der dorsalen Seite von 4 μ. Die Kerne sind hier bedeutend kleiner, als die der Zellen am vorderen Körperende. Überhaupt sind die Kerne im Epithel sehr spärlich verbreitet, da die Zellen sehr flach sind.

Bei Anwendung stärkerer Vergrößerung (z. B. Wasserimmersion) konnte ich in den Epithelzellen einen basalen und einen oberflächlichen Theil unterscheiden. Der oberflächliche Theil oder die sogenannte Cuticula und die Cilien sind im Wesentlichen von Böhmig richtig beschrieben worden. Das Plasma des basalen Theils ist eine feinkörnige Masse; die Strichelung, welche Böhmig beschreibt, sah ich niemals, was ich mir dadurch erkläre, dass meine Exemplare anders conservirt waren, als die seinigen. Ich muss hier noch hinzufügen, dass ich niemals die »interstitiellen Zellen« v. Graff's gesehen habe, woher ich glaube, dass die Vermuthung Böhmig's, welcher in den interstitiellen Zellen indifferente oder eingewanderte Parenchymzellen sehen wollte, ganz richtig, und ihre Anwesenheit im Epithel zufällig ist. Die Zöttchen der basalen Theile der Epithelzellen bei *H. Ussowii* sind sehr klein und nur selten sichtbar, und daher können die Parenchymzellen hier nicht in diese fast unsichtbaren Lücken einwandern.

Hautmuskelschlauch.

Bei allen Acölen, die v. Graff untersuchte, besteht der Hautmuskelschlauch aus drei Schichten: einer Ring-, einer Diagonal- und einer Längsfaserschicht. Die Längsfasern sind im Allgemeinen am kräftigsten, ordnen sich aber am weitesten von einander an, während die schwächeren Ringfasern am dichtesten stehen.

Weldon hat bei *H. piger* nur eine ventrale Musculatur gesehen. Diese soll aus einer Schicht von transversalen Fasern und einer viel schwächeren Schicht von longitudinalen bestehen. Böhmig (2) fand dagegen einen wohlentwickelten Hautmuskelschlauch aus circulären und longitudinalen Fasern. Jene liegen in den Räumen zwischen den Zöttchen der Epithelzellen, diese sind auf der Bauchfläche kräftiger entwickelt als die Ringfasern. Eine Ausnahme hiervon macht nur *H. obtusus*, bei dem die Ringfasern am Vorderende sehr stark ausgebildet sind.

Der Hautmuskelschlauch meiner Exemplare besteht eben so wie bei der letztgenannten Form aus einer äußeren Schicht von Ringfasern (*rm*), welche stets kräftiger sind, als die Fasern der inneren, longitudinalen Schicht (*lm*). Besonders vorn erreichen die Ringfasern ihre stärkste Entwicklung, was man an sagittalen Schnitten sehr deutlich sieht. Die Ringfasern stellen sich in diesem Falle im Schnitte als stark glänzende ovale Gebilde dar.

Hautdrüsen.

Böhmig (2) unterscheidet vier Arten von Hautdrüsen nach der Form ihres Secretes: Stäbchendrüsen, Kugel- oder Schleimdrüsen, Körnerdrüsen der Ventralseite und der Dorsalseite, sowie des Randes. Er bemerkt, dass die Drüsen besonders in Menge auf der Dorsalseite und den Seitentheilen angeordnet sind.

Bei *H. Ussowii* finde ich nur dreierlei Drüsen. Dorsal und vorn sind einzellige, flaschenförmige Drüsen angehäuft. Unter Einwirkung von Reagentien wird ihr Zellenleib gewöhnlich ausgestoßen, wodurch sich Hohlräume bilden. Diese Drüsen liegen stets zwischen den Epithelzellen und senken sich niemals in das Parenchym hinein. Die zweite Drüsenart ist birnförmig mit stark tingirbarem Plasma; sie haben einen ziemlich langen Ausführungsgang und sind stets im Parenchym eingebettet. Sehr spärlich sind sie auf der Dorsalseite, kommen dagegen häufiger am Vorderende vor. Die Drüsen der

dritten Art entsprechen vielleicht den Stäbchendrüsen Böhmig's. Sie sind am häufigsten auf der Dorsalseite und an den Seitenrändern. Ventral sah ich sie fast niemals. Sie sind größer als die vorigen. Ihr Inhalt bildet große, glänzende, mit Carmin fast nicht tingirbare Klumpen (Fig. 3 *dr'*). Zuweilen scheint es, als seien die Klumpen aus einzelnen Stäbchen zusammengesetzt. Häufig wird auch hier durch die Wirkung des Reagens der Inhalt ausgestoßen, und so entstehen im Randparenchym Reihen von großen Hohlräumen (Fig. 4 *dr'*).

Parenchym.

Diese Bezeichnung möchte ich trotz der von Pereyaslawzewa (5) erhobenen Einwände eben so wie Böhmig (2) für das Gewebe beibehalten, welches alle inneren Organe umgiebt und den ganzen Raum innerhalb des Hautmuskelschlauchs ausfüllt. Betrachten wir zuerst die Ansichten der neueren Autoren über das Parenchym der Acölen.

v. Graff will vom histologischen Standpunkte aus drei Typen des Parenchymgewebes unterscheiden. Vertreter der Acölen, die das Parenchym des ersten Typus besitzen, sind z. B. *Amphichoerus cinereus* und *Convoluta roscoffensis*. Ihr Parenchym besteht aus »einem spongiösen Gerüste von Platten und Balken«, das zuweilen in ein zartes, schaumiges Netzwerk übergeht, zuweilen mit seinem Balkenwerke »große, unter einander communicirende Hohlräume« umschließt. An der Peripherie unterscheidet sich das Netzwerk vom Centralparenchym durch Verfeinerung der Balken und Verkleinerung der Hohlräume. v. Graff fand immer in diesem Falle zahlreiche, große und kleine Zellen in den Parenchymlücken und im plasmatischen Netze. Beim zweiten Typus besteht ein großer Unterschied zwischen den centralen und peripheren Theilen des Parenchyms. Das centrale ist eine feingranulirte, vacuolenreiche Protoplasmamasse, das periphere dagegen setzt sich aus größeren oder kleineren Blasen zusammen, welche dicht an einander stoßen und in ihren Randzonen oder in der Mitte rundliche oder ovale Kerne besitzen. Zwischen diesen blasenförmigen Zellen sind rundliche oder halbmondförmige, blasse Zellen eingelagert. Solch ein Parenchym hat *Convoluta paradoxa*. Endlich kann man bei *Proporus* und *Monoporus* das Parenchym des dritten Typus beobachten, nämlich eine kernführende Plasmamasse, die »den ganzen Leibesraum erfüllt«. Sie kann Vacuolen enthalten und bildet zuweilen auch ein feines Netzwerk, aber keine festere Platten und Balken. v. Graff glaubt, dass das

Parenchym von *Monoporus* die einfachste Form sei, indem es ein protoplasmatisches Syncytium darstellt. Bei *Amphichoerus* verwandelt sich das Syncytium in ein Gebilde von festeren Platten und Balken, bei *Convoluta paradoxa* dagegen hat sich der Unterschied zwischen den verschiedenen Parenchymschichten völlig ausgebildet. Das periphere Parenchym dient als ein Stützgewebe, das centrale Syncytium aber fungirt als ein verdauendes Gewebe. Also ist es vielleicht dem Darme der cölaten Turbellarien homolog.

Pereyaslawzewa spricht in ihrer Monographie der Turbellarien des schwarzen Meeres eine ganz andere Meinung über Bildung und Bau des Parenchyms aus. Sie untersuchte die Entwicklungsgeschichte von *Aphanostoma diversicolor* und fand in einem gewissen Stadium eine echte Gastrula mit zwei ein Archenteron umgebenden Entodermzellen und zwei Mesodermzellen. Sie verneint die Anwesenheit eines Stützgewebes bei den Acölen (»Pseudoacölen«) und behauptet, dass Alles, was als Parenchym beschrieben wurde, rein musculöser Natur sei. Nach ihrer Meinung haben die Acölen (»Pseudoacölen«) fast denselben Darm wie die Rhabdocölen. Sie will bei *Cyrtomorpha* nicht nur die äußere Grenze des Darmes, sondern auch die Grenzen der einzelnen Darmepithelzellen gesehen haben. Bei anderen »Pseudoacölen« hätte sie wohl die äußere Grenze des Darmes ganz klar unterschieden, aber die histologischen Elemente desselben wären sehr schwer sichtbar gewesen. Die Darmwände hätten bei den »Pseudoacölen« eben so wie bei den Rhabdocölen eine eigene Muskelschicht (musculaire de l'intestin), eine andere Muskelschicht liege unter dem Körperepithel (couche dermomusculaire). Ein großer Hohlraum zwischen diesen beiden Muskelschichten stelle eine Leibeshöhle dar und werde von vielen Muskelelementen durchsetzt.

Dieses sind die hauptsächlichsten über Parenchym und Darm der Acölen in der gegenwärtigen Litteratur vertretenen Ansichten.

Was nun den Bau des Parenchyms von *Haplodiscus* betrifft, so beschreibt ihn Weldon bei *H. piger* als eine Plasmaschicht, von der sich ein Netzwerk von Fortsätzen durch den ganzen Körper hin erstrecke. Diese Plasmaschicht (protoplasmic tunic) stelle eine granulirte Masse mit Kernen dar, zerfalle aber nicht in distincte Zellen. Das Centralparenchym nennt Weldon »alimentary tract« und lässt es aus einer verdauenden Plasmamasse bestehen und durch Fortsätze nach allen Seiten hin mit dem Körperreticulum zusammenhängen. Die verdauende Plasmamasse sei dazu im Stande, während des Lebens Pseudopodien aus dem Munde zu senden.

Böhmig (2), welcher neuerdings sehr eingehend die Anatomie von verschiedenen *Haplodiscus* beschrieben hat, stimmte Weldon im Wesentlichen bei, fügte aber einige neue Details hinzu, da er besser conservirtes Material besaß. Er unterscheidet ein Rand- und ein Centralparenchym. Jenes, dessen Höhe nach den Arten ziemlich schwankt, bestehe aus »sternförmig verästelten und spindelförmigen Zellen, die sich mit einander verbinden und ein Gerüst herstellen«. In den Lücken dieses Gerüstes sollen Parenchymelemente zweierlei Art (scharf contourirte Zellen und Gruppen dicht gedrängter Zellen mit fast verwischten Zellgrenzen), Drüsenzellen, Geschlechtszellen und Zooxanthellen liegen. »Von der Randschicht gehen balken- und plattenförmige, oft sich verästelnde Fortsätze aus, die eine oder mehrere Zellen zum Ausgangspunkte haben können. Sie stehen in Verbindung mit einzelnen Zellen oder mit Zellgruppen, von denen wiederum Ausläufer ausgehen, welche sich mit denen anderer Zellen oder Zellgruppen verbinden. Auf diese Weise kommt das das Centralparenchym bildende Reticulum zu Stande.« Ferner beschreibt Böhmig die dorsoventralen Muskeln als »dünne, homogene, etwas glänzende und an beiden Enden verästelte Fasern, welche in der Mitte einen ovalen Kern enthalten«. Ihre Endzweige verschwinden, nachdem sie das Randparenchym durchsetzt haben, unter den Muskelfasern der Hautschichten. Den Theil des Parenchyms oberhalb des Mundes, welcher dorsal vom Hoden, seitlich von den Ovarien begrenzt ist, bezeichnet Böhmig als verdauendes Parenchym, da er hier »Fraßobjecte« fand; er bestehe aus einer kernführenden, feingranulirten Plasmamasse mit Vacuolen, welche bei einigen Arten durch die Mundöffnung wie ein mächtiges Pseudopodium hervortreten könne. Das Plasmodium habe größere Kerne als die Elemente des übrigen Parenchyms und gehe ohne scharfe Grenzen in das Central- und Randparenchym über. Nachdem Böhmig alle drei Typen des Parenchyms der Acölen mit dem Parenchym von *Haplodiscus* verglichen hat, findet er, dass das Parenchym der letzteren Form sich keiner dieser drei Typen einreihen lasse. *Haplodiscus* bilde in dieser Beziehung eine Mittelstufe zwischen *Amphichoerus* und *Convoluta paradoxa*, da er sich jenem durch die histologische Structur des Parenchyms im Allgemeinen, diesem durch das Vorhandensein eines verdauenden Plasmodiums und eines Stützgewebes nähere.

Böhmig glaubt, die genaue Kenntnis des Parenchyms von *Haplodiscus* sei für die Lösung der wichtigen Frage nach dem morphologischen Werth des Acölenparenchyms überhaupt von großer

Bedeutung, und hält, indem er die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen berücksichtigt, das verdauende Plasmodium für ein entodermales Gebilde, das Rand- und Centralparenchym aber für Mesodermderivate. »Als selbständige mesodermale Zellen« erscheinen die dorsoventralen Muskelfasern, sowie die indifferenten Zellen, »die jedoch beide keine hervorragende Rolle spielen und räumlich von dem verdauenden Plasmodium geschieden sind«. Also betrachtet Böhmig die Acölie der Turbellaria acoela »als etwas secundäres und erworbenes« und verneint »die active Theilnahme mesodermaler Elemente an der Verdauung«.

Die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen weichen nicht unerheblich von den Angaben Böhmig's ab. Zwar unterscheide auch ich bei *Haplodiscus* dreierlei Arten Parenchym: das Randparenchym, das Centralparenchym und das verdauende Plasmodium.

Die Dicke des Randparenchyms ist nach den Körperregionen verschieden. Es ist auf der Dorsalseite am stärksten und erreicht dort eine Dicke von 25 μ; auf der Ventralseite nimmt es bis 10 μ ab. Über die Structur des Randparenchyms aber bin ich anderer Meinung als Böhmig. Es bildet ein feines Netzwerk, welches Vacuolen und längliche oder rundliche Kerne enthält. Ventral fehlen gewöhnlich die Vacuolen, und hier ist es eine fein granulirte und zuweilen gestrichelte Masse mit runden und ovalen Kernen (Taf. 17 Fig. 20 *rp*). Dorsal dagegen sind die Vacuolen stets vorhanden und liegen fast unmittelbar unter dem Hautmuskelschlauche neben einander (Taf. 16 Fig. 4 *rp*). Zwischen diese kleinen Vacuolen sind die Kugel- oder Schleimdrüsen (*dr'*) eingelagert. Nicht selten ist der Inhalt dieser Drüsen, wie schon gesagt, durch die Einwirkung der Reagentien ausgestoßen worden, und sind ziemlich große Hohlräume entstanden, welche Ähnlichkeit mit den Parenchymvacuolen haben. Centralwärts gehen vom Randparenchym feine Fortsätze aus. Sternförmige oder verästelte Zellen als Bestandtheile des Randparenchyms sah ich niemals. Die Zellen mit größerem und blasserem Kern, die im Parenchym liegen, gehören zu den sogenannten indifferenten oder Wanderzellen (*wz*). Neben den Hohlräumen der ausgestoßenen Drüsen liegen Zellen anderer Art, die durch ihre stark tingirbaren halbmondförmigen Kerne charakterisirt sind.

Der Unterschied zwischen den Böhmig'schen Bildern von der Structur des Randparenchyms und den meinigen mag eine Folge der verschiedenen Conservirung sein. Was hier das Richtige ist, lässt sich vorläufig schwer entscheiden.

Der Bau des Centralparenchyms stellt sich bei mir auch anders dar, als es Böhmig beschreibt.

Betrachten wir zuerst die Bilder, welche uns Sagittal- und Querschnitte darbieten (Taf. 16 Fig. 5 u. 6 *cp*). Bei Beschreibung der Structur des Randparenchyms erwähnte ich beiläufig, dass von demselben »centralwärts feine Fortsätze ausgehen«. Wenn wir nun diese näher in Augenschein nehmen, so ergiebt sich, dass sie sich als feine Linien sowohl von der Rücken- als von der Bauchseite her in ziemlich regelmäßigen Abständen von einander bis gegen die Mitte des Körpers fortsetzen und hier in eine horizontale, unregelmäßige Plasmaschicht eintreten. Ein Theil dieser Linien reicht nur bis zur besagten Plasmaschicht und verschmilzt dort, sich erweiternd, gleichsam damit (Fig. 5 *pm*), ein anderer Theil dagegen durchsetzt die Plasmaschicht und zieht ununterbrochen vom ventralen zum dorsalen Randparenchym hin (Fig. 5 *drm*). Somit erscheint an solchen Schnitten der Binnenraum zwischen Randparenchym und Verdauungsplasmodium in zwei Reihen über einander gelegener, maschenförmiger Abschnitte getheilt, welche bedeutend höher als breit sind. Was nun die Vertheilung der Kerne im Centralparenchym anlangt, so treffen wir solche an Sagittal- und Querschnitten erstens recht zahlreich in der mittleren, horizontalen Plasmamasse an, und zweitens, jedoch meist weniger häufig, gewöhnlich an den vom Rücken zum Bauch durchlaufenden Linien oder Fasern. Dabei sind die ersteren stets rundlich und heller, mit einzelnen deutlichen Chromatinkörnchen versehen (*pk*), während die Faserkerne immer länglich oval und dunkel gefärbt erscheinen.

An Horizontalschnitten erhalten wir nun ein ganz anderes Bild (Fig. 8). Wenn der Schnitt über oder unter der mittleren Plasmaschicht geführt ist, so erblicken wir auch eine Art von Netzwerk, welches jedoch aus weit kleineren, polygonalen und stets vollkommen abgeschlossenen Maschen besteht; ihre Grenzlinien (*pm*) sind zwar sehr zart, aber doch überall deutlich. In diese Linien erscheinen nun stellenweise äußerst kleine, ovale, stark lichtbrechende Gebilde eingebettet, welche querdurchschnittenen Muskelfasern durchaus ähnlich sind (*mf*), an anderen dagegen Gruppen von dunkelgefärbten Kernen (*mk*), die den Linien des Netzwerkes häufig ein rosenkranzartiges Aussehen verleihen.

Beim Vergleich dieser beiden Arten von Bildern komme ich zu folgendem Resultate. Das Centralparenchym von *Haplodiscus* besteht aus zwei über einander liegenden und durch die mittlere, horizontale

Plasmamasse getrennten Schichten von hohen, wabenförmigen Hohlräumen, welche gegen einander durch feine, membranöse Wände abgegrenzt sind. In den einzelnen Wabenräumen (*po*) aber kann ich mit Zugrundelegung der von Lang gegebenen Erklärung von der Bildung des Plathelminthenparenchyms nur intracelluläre Vacuolen erblicken, die sich in den entsprechenden Zellen fast bis zum vollständigen Schwunde des Protoplasmas ausgedehnt haben. Das letztere kann nun mit seinem Kerne entweder gegen das Randparenchym oder gegen das centrale Zellende hin verdrängt sein, wo die Zellgrenze wohl manchmal deutlich sichtbar ist (Fig. 7 *pk*), meistens aber in der horizontalen Plasmaschicht (Fig. 5 u. 6) verschwindet. Die Wände der Wabenräume (*pm*) halte ich für die verschmolzenen Zellmembranen der benachbarten Zellen, und die vom Rücken zum Bauch durchlaufenden, häufig mit einem länglichen Kerne versehenen Linien oder Fasern (Fig. 5 *dvm*) für dorsoventrale Muskelzellen, was besonders deutlich an Horizontalschnitten hervortritt, wo wir bald den Fasertheil (Fig. 8 *mf*), bald den Muskelkern (*mk*) vom Schnitte getroffen finden.

An solchen Schnitten finden wir viele dorsoventrale Muskelelemente, die stets an die Grenzlinien der Maschen gebunden sind und nie frei in den Lücken des scheinbaren Netzwerkes liegen. Schon dieser Umstand scheint mir genügend zu beweisen, dass wir es hier nicht mit einem unregelmäßigen Balken- oder Plattensystem zu thun haben, wie es Böhmig darstellt, denn sonst wäre es schwer zu erklären, warum sich die dorsoventralen Muskeln durchaus an diese Gebilde so fest anschließen müssten. Stellen wir uns dagegen das Centralparenchym als ein blasiges Zellgewebe vor, so ist es natürlich, dass besagte Muskelfasern von vorn herein zwischen diesen Zellen verlaufen, somit bei der nachherigen Auftreibung derselben durch Ansammlung von Flüssigkeit in der wachsenden Vacuole zwischen die verschmelzenden Wände der benachbarten Zellen eingezwängt werden, woraus sich auch ihr beständiger Zusammenhang mit den Wabenmembranen ergiebt. Wären hier ferner wirklich bloß Balken oder Platten zu einem unregelmäßigen Gerüste vereinigt, so müssten sich an Schnitten hier und da querdurchschnittene Stücke dieser Gebilde vorfinden (wie das bereits Lang in seiner Polycladen-Monographie hervorhob), welche frei im Reticulum liegen; doch habe ich nie Derartiges gesehen, dagegen stets die Maschenlinien ununterbrochen gefunden. Auch kam Böhmig seinerzeit selbst in seiner schönen Arbeit über die Plagiostomiden (**1**) zum Schlusse, dass »die

Trennung des Parenchymgewebes in Bindegewebsbalken und Bindegewebszellen aufgegeben werden ‚muss«; wenn er später diesem Urtheil untreu geworden ist, so mag daran wohl die unvollkommene Conservirung seiner *Haplodiscus* Schuld sein.

Betrachten wir von diesem Standpunkte aus die Bilder, welche oben vom Randparenchym beschrieben wurden, so ist es mehr als wahrscheinlich, dass wir auch diese in ähnlicher Weise als zelligblasiges Gewebe (Fig. 4 *rp*), nicht aber als ein Reticulum aus sternförmigen Zellen zu deuten haben. Die Vacuolisirung der Zellen hat hier jedoch lange nicht den Umfang erreicht, wie beim Centralparenchym, und so mag wohl auch ein Theil der Parenchymzellen zu einer Art von syncytialem Gewebe verschmolzen sein (Fig. 2 *rp*), wie wir das stellenweise im Centralparenchym vorfinden. Auch hier treten ab und zu locale Plasmodien auf, welche als eine feinkörnige oder feinfaserige Plasmamasse mit Kernen in das wabige Parenchymgewebe eingeschoben erscheinen (Fig. 8 *cp'*). Im letzteren, eben so wie auch im Randparenchym treffen wir hier und dort einzelne oder zu kleinen Gruppen vereinigte Wander- oder indifferente Zellen an (Fig. 8 *wz*); sie liegen auf Horizontalschnitten in den Knotenpunkten des scheinbaren Maschenwerkes zwischen den dorsoventralen Muskelelementen, unterscheiden sich aber davon durch ihren weit größeren und schwächer tingirbaren Kern und häufig auch durch ihr deutliches Protoplasma.

Wie oben dargestellt, sind die beiden Lagen der hohen Waben-räume des Centralparenchyms durch eine unregelmäßige horizontale Protoplasmaschicht mit Kernen von einander geschieden (Fig. 5, 6 *g*). Was ihren Ursprung betrifft, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass die oberen und unteren Enden der großen vacuolisirten Wabenzellen wenigstens zum Theil mit ihrem Protoplasmareste und Kern in dieselbe einverleibt sind. Da hier jedoch bedeutend mehr Kerne vorhanden sind, als zu den anstoßenden Wabenzellen gehören können, so hat vielleicht ein Theil der ursprünglichen Mesenchymzellen, die nicht vacuolisirt werden, indem sie zu einem Syncytium verschmelzen, diese plasmatische Grenzschicht hergestellt, wie denn auch kleinere, locale Plasmodien überhaupt im Centralparenchym an anderen Stellen bemerkt werden. Schließlich aber deutet der ununterbrochene Zusammenhang der horizontalen, kernführenden Plasmaschicht mit dem Verdauungsplasmodium noch auf die Möglichkeit hin, dass letzteres, womit jene Schicht auch in ihrem Baue sehr viel Ähnlichkeit hat, sich einfach zwischen die obere

und untere Lage der großwabig-vacuolisirten Zellen des Centralparenchyms hineinschiebt, hier allmählich dünner wird und sich bis fast an den Rand des linsenförmigen Thieres fortsetzt.

Die dritte Parenchymart von *Haplodiscus*, das Verdauungsplasmodium (Fig. 5 u. 6 *pl*) nimmt seiner Hauptmasse nach den centralen Theil des Körpers ein, indem es über dem Munde (*o*) gelegen, nach oben vom unpaaren Hoden (*t*) und seitlich von den Ovarien (*ov*) begrenzt wird, hinten aber von der Samenblase ab nach vorn sich bis nahe an das Gehirn ausbreitet. Es besteht aus einer feinkörnigen Protoplasmamasse mit rundlichen Kernen und Vacuolen (*nv*) von verschiedener Größe. Bei einem Exemplare sah ich an Horizontalschnitten im Verdauungsplasmodium eine außerordentlich große Nahrungsvacuole, welche sich fast vom Gehirn bis gegen die Vesicula seminalis erstreckte und einige Nahrungstheilchen enthielt. Aus dem Mund schiebt sich das Plasmodium häufig in Gestalt eines mächtigen Pseudopodiums hervor. Die Kerne sind, wie schon Böhmig richtig bemerkt, etwas größer als die übrigen Parenchymkerne und tingiren sich auch etwas schwächer; wie es scheint, enthalten sie weniger Chromatin als die letzteren. Dass sich ein Theil des Verdauungsplasmodiums möglicherweise in Form jener mittleren, horizontalen Protoplasmamasse zwischen die beiden Schichten der Centralparenchymwaben hineinschiebt, ist bereits erwähnt worden.

Ziehen wir die ontogenetischen Angaben von Pereyaslawzewa über die Acölenentwicklung in Betracht, so werden wir die verschiedenen Arten des Parenchyms von *Haplodiscus* in folgender Weise deuten müssen. Nach Pereyaslawzewa sollen aus den ursprünglichen Mesodermzellen sehr bald zu beiden Seiten der Entodermzellen, welche ein echtes Archenteron umschließen, Zellenreihen hervorgehen, deren Material allmählich in die Bildung des Randparenchyms nebst Hautmuskulatur und des Centralparenchyms nebst Dorsoventralmuskeln und indifferenten oder Wanderzellen aufgehe. Rand- und Centralparenchym wären somit Derivate des Mesoderms. Die Entodermzellen aber verschmelzen unter gleichzeitigem Schwinden des Archenterons zum Verdauungsplasmodium, welches sonach dem Darme der übrigen Turbellarien homolog wäre. Indem ich also den Ausführungen Böhmig's über den erworbenen Charakter dieses Gewebes völlig beistimme, halte ich auch die Acölie von *Haplodiscus*, sowie der acölen Turbellarien überhaupt, für eine secundäre Erscheinung.

Mund.

Der Mund liegt etwas hinter der Körpermitte und ist eine einfache Öffnung im Hautmuskelschlauch (Fig. 5, 6 *o*). Auf einigen Schnitten kann man zwar eine unbedeutende Einstülpung der Ränder nach innen beobachten, welche jedoch kaum als Pharynx gedeutet werden dürfte.

Nervensystem und Sinnesorgane.

Delage (3) war der Erste, welcher das Nervensystem der Acölen durch Anwendung von Goldchlorid auffand und abbildete. Nach seinen Untersuchungen besteht es bei *Convoluta* aus zwei Paar Ganglien. Das vordere kleinere Paar verbindet eine Quercommissur; das hintere, größere Paar aber hat zwei Commissuren und dazwischen eine Otocyste. Vom Gehirn gehen drei Paar Längsnerven aus, welche unter dem Hautmuskelschlauche einen Plexus bilden.

v. Graff hat sodann in seiner Monographie (4) die Darstellung Delage's vom Nervensystem der Acoela durch Hinzufügung einiger interessanter Einzelheiten bedeutend vervollständigt. Indem er nämlich das Nervensystem von verschiedenen Vertretern der Acölen untersuchte, fand er es durchaus nicht überall gleich gebaut. Für *Convoluta roscoffensis* bestreitet er die Durchlöcherung des Gehirns im Bereiche des hinteren Ganglienpaares, wo nach Delage die Otocyste eingelagert ist, und behauptet vielmehr, dass »das Gehirn als continuirliche, über den Otolithen hinwegziehende Masse erscheint«. Also liege die Otocyste in einer ventralen Vertiefung des Gehirns selbst. Was Delage als ein vorderes Paar Ganglien betrachtet, sei eine Quercommissur, welche das Frontalorgan überbrücke und einen Durchgang für die dorsalen Theile der Drüsen dieses Organs freilasse. Der Bau des Gehirns der anderen *Convoluta* ist im Wesentlichen gleich, dagegen tritt bei *Proporus venenosus* und *Monoporus rubropunctatus* »eine scharfe Differenzirung des Gehirns« auf. Bei *P. venenosus* und zum Theil auch bei *Amphichoerus cinereus* ist die Gliederung des Gehirns sehr bedeutend. Es besteht nämlich »aus einem zweilappigen dorsalen Ganglion und zwei unter diesem gelegenen, ventralen Ganglienpaaren«. Das dorsale innervirt die Otocyste und das Vorderende des Körpers, indem es einen Plexus an der Basis des Frontalorgans bildet. v. Graff bezeichnet diesen Theil des Gehirns als den »sensoriellen«; die ventralen Ganglien

aber, von denen die Mittel- und Innennerven ausgehen, deutet er als motorischen Theil. Im Gehirne von *M. rubropunctatus*, welches ein das Stirnorgan umgebender Ring ist, lässt sich ebenfalls ein dorsaler sensorieller von einem motorischen Abschnitte unterscheiden, welcher aus »den seitlichen gangliösen Anschwellungen und der ventralen Partie des Gehirns besteht«.

Pereyaslawzewa beschreibt das Nervensytem der Acölen nicht so ausführlich wie v. Graff. Nach ihr kann man es sich schematisch als einen Bogen vorstellen. »Au sommet de l'arc, dans la région de l'otolithe, deux renflements épais forment les ganglions céphaliques. De ces ganglions vers le côté ventral, deux minces et courtes fibres, qui ayant entouré l'otolithe se conjoignent, forment un anneau. Une autre paire de fibres, plus grosses, se joignant de même vers le côté ventral, forme un second anneau, qui chez *Schizoprora* entoure le pharynx.« Über die Anwesenheit eines zweiten Nervenringes (le second plus grand anneau nerveux »pharyngien«) bei *Schizoprora* (*Proporus*) sagt v. Graff gar nichts. Pereyaslawzewa stellt weiter allgemeine Merkmale auf, durch welche das Nervensystem der Acölen charakterisirt wäre; aber diese Merkmale sind, wie Böhmig mit Recht hervorhebt, durchaus unwesentlich.

Böhmig (2) fand bei *Haplodiscus* das Nervensystem nach zwei Typen gebaut. Bei *H. acuminatus* besteht das Gehirn aus einem Paare Ganglien, welche hinten dem Rücken genähert sind, vorn hingegen ziemlich gleich weit von der dorsalen und ventralen Fläche entfernt sind. Die Ganglien sind durch mehrere Commissuren verbunden. Die vorderen Abschnitte des Gehirns (mit Rücksicht auf die Otocyste) vereinigen sich mit einander dicht vor der Otocyste durch eine starke Quercommissur und davor noch durch zwei zartere Commissuren. Die hinteren Gehirntheile verbindet eine breite dorsale Commissur, und »eine kleine aber deutlich die Otocyste umgreifende Commissur verknüpft sie auf der ventralen Seite«.

Die Ganglienzellen bilden nicht nur eine Schicht, wie Pereyaslawzewa behauptet, sondern sind in mehreren Schichten vorhanden. Böhmig will zwei Arten von Ganglienzellen unterscheiden: die Zellen der ventralen Partie des Gehirns charakterisiren sich durch ihre ansehnliche Größe und einen runden, schwach tingirbaren Kern, während die Zellen der dorsalen Seite kleiner sind und einen weit stärker färbbaren Kern haben. Vom Gehirne gehen bei *M. acuminatus* »fünf Paare ansehnlicher Längsnerven, sowie eine Anzahl kleinerer aus«. Die letzteren verbreiten sich im vorderen Körperende

und bilden einen Plexus. — Das Nervensystem von *H. ovatus* und *H. scutiformis* ist im Wesentlichen dem von *acuminatus* ähnlich, das von *H. orbicularis* hingegen weicht vom obigen Typus ab. »Die beiden Ganglien sind in den hinter der Otocyste gelegenen Partien vollständig von einander geschieden, während sie vor derselben zu einer im Querschnitt ungefähr rechteckigen Masse verschmelzen«; ventral von der Otocyste sind die Ganglien durch eine breite Commissur verbunden. Das Ganglienzellenlager ist überall mehrschichtig und ventral besonders mächtig. Die Kerne der Zellen sind nicht verschieden wie bei *H. acuminatus*. Vom Gehirne gehen nur zwei Nervenpaare aus: ein Paar großer Randnerven und ein Paar Rückennerven. Ventral vom Gehirne ist ein Plexus vorhanden, aus welchem »wenigstens 2 Paare ventraler Längsnerven hervorgehen«. Überdies bemerkt man auf der Bauchfläche eine Umwandlung des Körperepithels: »die Zellen erreichen 32,85 μ Höhe und sind fadenförmiger, cylindrischer und birnförmiger Gestalt«. Böhmig glaubt, die nicht tingirbaren, cylindrischen oder birnförmigen Zellen stehen in Zusammenhang mit Nervenfasern.

Meinen eigenen Beobachtungen nach weicht das Nervensystem von *H. Ussowii* in seinem Baue von den Beschreibungen der älteren Autoren bedeutend ab, stimmt aber auch nicht ganz mit den Ausführungen Böhmig's überein. Das Gehirn besteht, wie bei *H. acuminatus* und den anderen von Böhmig untersuchten Arten, aus einem Ganglienpaare. Mit Böhmig unterscheide ich in jedem Ganglion einen vorderen Abschnitt, welcher vor der Otocyste liegt, und einen hinteren neben und hinter der Otocyste (Fig. 11). Der hintere Theil liegt, wie Böhmig schon bei *acuminatus* bemerkt hat, etwas mehr dorsal; aber die Entfernungen des vorderen Theiles von der dorsalen und der ventralen Seite sind fast gleich. Die Otocyste liegt also auch bei *H. Ussowii* in einer Spalte zwischen den Ganglien. Auf Horizontalschnitten erscheinen, wenn man sie vom Rücken her zu durchmustern beginnt, zuerst die hinteren Partien der Ganglien; sie sind mit einander durch eine breite Commissur verbunden. Allmählich verschwindet die Commissur, und es erscheint die Otolithenblase (Fig. 11 *ot*). Neben der Otocyste erkennt man auch die vordere Partie der Ganglien und eine mächtige Quercommissur, die diese Partien verbindet. Die Otocyste legt sich dieser Quercommissur mit ihrer Vorderfläche dicht an und ragt nach hinten in den kleinen Spaltraum (*) zwischen den Ganglien des Gehirns vor. Dieser Spalt ist stets von feinen Fasern, wie es scheint bindegewebiger Natur,

durchsetzt. Auf Querschnitten erblickt man zuerst die vorderen Theile des Gehirns und die sie verbindende Quercommissur. Sodann erscheint die Otocyste (Fig. 10 *ot*), hinter und über welcher die besagte Spalte (*) liegt, die die hinteren Partien des Gehirns von einander trennt. Auf der Abbildung erkennt man noch eine kleine Commissur, welche die Otolithenblase dorsal überbrückt. Auf dem folgenden Schnitte erscheint die Dorsalcommissur. Also vereinigen sich die Ganglien bei *H. Ussowii* durch zwei Hauptcommissuren, eine dorsale und eine ventrale. Außerdem ist eine kleine, die Otocyste dorsalwärts umschließende Commissur vorhanden.

Die Ganglienzellen befinden sich an der Peripherie des Gehirns in mehreren Schichten und sind durch runde, ziemlich helle Kerne ausgezeichnet, die relativ wenig Chromatin in Gestalt von kleinen Stäbchen enthalten. Die Zellen der ventralen und dorsalen Partie des Gehirns unterscheiden sich nicht so stark von einander, wie Böhmig für *H. acuminatus* angiebt, sind aber doch ventral etwas größer. Überdies treffen wir in der Punktsubstanz Zellen mit spindelförmigem Kern an. Eben solche Zellen finden sich öfter auch in der Punktsubstanz der beiden Randnerven. Die stark tingirbaren, spindel- oder halbmondförmigen Kerne, die man zuweilen in der Punktsubstanz und zwischen den Ganglienzellen sieht, gehören wahrscheinlich Bindegewebszellen an.

Aus dem Gehirn entspringen drei Paar größerer Nerven. Von den hinteren Theilen der Ganglien gehen zwei Nerven zur dorsalen Seite aus, welche von mehreren Ganglienzellen begleitet werden und im Ganzen ziemlich kurz sind (Fig. 9, 10 *dn*). Sie entspringen vom Gehirn etwas unterhalb der dorsalen Commissur. Von den vorderen Theilen des Gehirns gehen die beiden langen Randnerven (mittlere Nerven) in einer Ebene mit der mächtigen Ventralcommissur ab (Fig. 10, 11 *rn*). Sie sind die größten; man sieht sie schon an Toto-Präparaten (Fig. 1 *rn*). Böhmig hat mit Recht bemerkt, dass das Gehirn der Haplodisken mit diesen langen Randnerven die Form eines Bogens oder eines Hufeisens habe, welche Form Pereyaslawzewa als Schema für die Acölen überhaupt aufstellt. Die Randnerven erstrecken sich, wie am gefärbten und aufgehellten Objecte ersichtlich, bis in die Region der Ovarien. Von der Unterseite der vorderen Theile der Ganglien gehen, was besonders klar an Sagittalschnitten hervortritt, zwei ventrale Längsnerven von ziemlich bedeutender Stärke ab, welche sich aber nur eine kurze Strecke weit verfolgen lassen (Fig. 9 *vn*). Außerdem

senden sowohl das Gehirn als die Randnerven feinere Nerven aus, welche das Randparenchym durchdringen und sich zum Epithel begeben (Fig. 10 *hn*).

Das Nervensystem von *H. Ussowii* ist, wie ersichtlich, verschieden von dem von *acuminatus* und *orbicularis*. Es nähert sich wohl dem letzteren, unterscheidet sich aber davon, indem die ventralen Nerven (nur ein Paar) nicht aus einem Plexus, sondern direct aus dem ventralen Theile des Gehirns entspringen. Überdies fehlt bei *H. Ussowii* die Umwandlung der Epithelzellen am Vorderende, welche bei *H. orbicularis* so bedeutend ist. Auch unterscheiden sich die Hauptganglien in einigen Einzelheiten. Böhmig meint, der Versuch v. Graff's, im Gehirn der Acölen sensorielle und motorische Theile zu bestimmen, finde auf das Nervensystem von *Haplodiscus* keine Anwendung; ich stimme ihm hierin vollkommen bei, da wir hier keinen Anhaltspunkt besitzen, um die einzelnen Nerven für motorisch oder sensoriell erklären zu können.

Eben so wie bei den übrigen Haplodisken und den Acölen überhaupt, ist das Gehirn von *H. Ussowii* rings vom Parenchym umgeben. v. Graff behauptet, man könne bei diesen Thieren die Ganglienzellen sehr schwer von den Parenchymzellen unterscheiden; Böhmig gelang dies aber bei *H. acuminatus*, *ovatus* und *orbicularis* stets. So auch mir: die Kerne der Ganglienzellen sind immer viel größer und schwächer gefärbt, als die ovalen, dunklen Kerne des Randparenchyms, doch muss ich, eben so wie Böhmig, bemerken, dass auf der dorsalen Seite dennoch eine gewisse Ähnlichkeit zwischen den Kernen der beiden Gewebsarten besteht.

Ein unbestreitbares Sinnesorgan ist die Otocyste, welche in der Spalte zwischen den Gehirnganglien liegt. Nach Böhmig (2) »tritt die Otolithenblase uns in Form eines ovalen oder rundlichen Bläschens entgegen«, welches von den unterhalb derselben zu einem Halbringe vereinigten Otocystennerven umschlossen ist. »In der Mitte dieses Halbringes liegt eine Zelle.« Die Wand des Bläschens bestehe aus zwei oder drei Schichten (wie bei *H. ovatus*), und an der Innenseite seien stets zwei in die Otocystenhöhle vorspringende, ovale Kerne vorhanden. Böhmig und auch v. Graff nimmt an, der Otolith werde von einer Zelle gebildet. Meine Beobachtungen über die Lage und den Bau der Otocyste bei *H. Ussowii* bestätigen zum größten Theil Böhmig's Angaben.

Die Otocyste (Fig. 9—11 *ot*) ist rund oder etwas oval. Ihre Wand besteht aus zwei Schichten, von denen die äußere sehr schwer

zu beobachten ist, während die innere, doppelt contourirte stets vollkommen deutlich hervortritt. Specielle Otocystennerven, welche sich unterhalb des Gehörbläschens vereinigen sollen, kann ich nicht erkennen, dagegen sehe ich auf dem Querschnitte dorsal von der Otocyste eine schwache Commissur, welche ihr dicht anliegt und den vereinigten Otocystennerven Böhmig's sehr ähnelt; in ihrer Mitte befindet sich eine Zelle. An der Innenseite der Otolithenblase sah ich auch die zwei Kerne, welche ein wenig in die Höhle vorspringen. Der Otolith besteht, wie die Autoren richtig behaupten, aus einer einzigen Zelle, deren Kern zuweilen etwas nierenförmig ist. Im Allgemeinen muss man jedoch annehmen, dass die Form der Otolithenzelle in Folge der Anwendung saurer Conservirungsflüssigkeiten beträchtlich verändert wird. »Die feinen Fäserchen zwischen der äußeren und inneren Cystenhülle, welche dicht unterhalb der inneren Hülle mit kleinen knopfartigen Verdickungen endigen« sollen, wie Böhmig angiebt, konnte ich nirgends unterscheiden; dasselbe muss ich ferner von den kleinen, glänzenden Fädchen sagen, welche sich nach Böhmig dem Otolith anzuheften scheinen.

Frontalorgan.

Böhmig findet im Allgemeinen das Frontalorgan nur schwach entwickelt, am stärksten noch bei *H. obtusus*, während es bei *H. ovatus* und *orbicularis* nur ein kurzer Pfropf ist. Ich sah bei *H. Ussowii* nie etwas Derartiges. Vor dem Gehirn sind wohl Drüsen vorhanden, aber zu spärlich verbreitet und zu wenig zahlreich, als dass von einem besonderen Frontalorgan die Rede sein könnte.

Männliche Geschlechtsorgane.

Weldon fand bei *H. piger* nur einen mediodorsalen Hoden, welcher vom Reticulum rings umschlossen wird und einer eigenen Hülle entbehrt. Als Vesicula seminalis dient eine einfache Höhle im Reticulum. Der Ductus ejaculatorius ist vielfach gewunden und öffnet sich hinten auf der ventralen Mittellinie.

Böhmig (2) hat den Bau der männlichen Geschlechtsorgane viel ausführlicher dargestellt. Alle Arten haben »dicht gedrängt liegende Hodenfollikel«, welche zusammen »eine unpaare eiförmige Masse« bilden, außer bei *H. obtusus*, wo sie in zwei getrennten Lagern angeordnet sind. Die Spermatozoen sind fadenförmig und an beiden

Enden zugespitzt. »Der Kern (Centralfaden) tritt stets deutlich hervor.« Das Copulationsorgan liegt bei allen Arten im hinteren Körperdrittel und öffnet sich mit einem ventralen Porus mehr hinten nach außen. Böhmig will am Begattungsapparate zwei in inniger Beziehung stehende Abschnitte unterscheiden: einen äußeren, blasigen, welchen er als Penistasche bezeichnet, und einen rohrartigen, den Penis, welcher in der Ruhe in der Blase liegt. Er unterscheidet zwei Typen, nach welchen die Copulationsapparate aller Haplodisken gebaut seien. Zum ersten gehört *M. ovatus*: die Penistasche ist eiförmig und umschließt mit ihrem vorderen Abschnitte das mehrfach gewundene Penisrohr. Letzteres ist eine Einstülpung des Epithels und Hautmuskelschlauches, und dem entsprechend bildet die äußere Schicht des Penisrohres die Längsmusculatur, darauf folgen die Ringmuskeln und schließlich »eine wenig färbbare, kernlose, zuweilen feingestrichelte Schicht«, das modificirte Epithel. »Die dickwandige Penistasche, welche vermittels kräftiger Muskeln an die dorsale Körperwand angeheftet ist, scheint im Wesentlichen eine Fortsetzung der Randschicht des Parenchyms zu sein, innerhalb deren sich an dieser Stelle zahlreiche Muskelfasern entwickelt haben.« An der Penistasche lassen sich drei Zonen unterscheiden: eine parenchymatöse, eine musculöse und eine Zone, welche durch die Vereinigung dieser beiden Elemente gekennzeichnet ist.

Den zweiten, complicirteren Typus repräsentirt das Copulationsorgan von *H. acuminatus*. Den Hauptunterschied im Baue bildet eine Einstülpung des Epithels und Hautmuskelschlauches »in Form eines sich nach vorn allmählich verjüngenden Kegels«. Böhmig deutet sie als eine Art von Antrum masculinum genitale; sie endet in einiger Entfernung vom Genitalporus (30 μ) und ist von dem hinteren Ende des Penis getrennt.

Der Begattungsapparat von *H. orbicularis* ist nach dem Typus von *ovatus* gebaut und bietet folgende bemerkenswerthe Verhältnisse dar. Das ausgestülpte Ende zeigt auf dem Querschnitte eine äußere, structurlose Membran (modificirtes Epithel), eine Lage von Ring- und Längsmuskeln und eine innere dicke Schicht des parenchymatösen Gewebes. Näher zum Körper schiebt sich zwischen das Parenchym und die Längsmuskeln noch eine dicke Muskelschicht ein, und im Körper liegt das eiförmige, hohle, dickwandige Gebilde, welches Böhmig als dem musculösen Abschnitte der Penistasche der übrigen Haplodisken gleichwerthig betrachtet. Die Vesicula seminalis ist bei allen Arten außer *orbicularis* vorhanden und soll keine

eigenen Wände haben. Böhmig betrachtet sie als eine große Lücke im Parenchymgewebe der Penistasche. Alle Haplodisken sollen ferner einen Samenleiter besitzen außer *obtusus*, welcher zwei Samenleiter habe. Die Samenleiter hätten »relativ dicke Wandungen« mit spärlichen Kernen.

Wie die übrigen Arten, so hat auch *H. Ussowii* einen unpaaren Hoden auf der dorsalen Seite, wo er sich im mittleren Drittel der Körperlänge, wie bei *orbicularis*, vorn und hinten etwas darüber hinausreichend, ausbreitet. Seine Länge ist somit annähernd der Hälfte der ganzen Länge des Körpers gleich (Fig. 1 *t*). Vom Rücken gesehen ist er länglich-oval, im Querschnitte dreieckig (Fig. 6 *t*). Die Basis des Dreiecks ist dem Rücken zugewendet, die Spitze dem Bauche. Er besteht, wie Böhmig mit Recht bemerkt, aus zahlreichen, einander dicht anliegenden Follikeln (Fig. 5 *t*).

Auf Schnitten kann man die Entwicklung der Spermatozoen beobachten, welche zum Theil der bei anderen Turbellarien nach Böhmig (1) ähnelt. Es giebt hier Zellen mit großem ovalem Kern mit dichtem Gerüst und Kernkörperchen. Letzteres ist von einem klaren Feld umschlossen und stets excentrisch gelegen. Diese Zellen will ich als Spermogonien bezeichnen, weil sie den Spermogonien der Plagiostomiden durchaus ähnlich sind (Fig. 13 *spg*). Ihre weitere Umwandlung geht fast genau so vor sich, wie bei den Plagiostomiden. Der Kern verliert zunächst seine ursprüngliche Structur und erscheint als ein Knäuel von dicken Chromosomen, das Kernkörperchen verschwindet ganz, und die Chromosomen gestalten sich zu kurzen Schleifen um, welche regelmäßig angehäuft sind; dann erfolgt die Kern- und Zelltheilung und wiederholt sich mehrfach (*spg'*). Als Theilungsproducte der Spermatogonien erscheinen Zellen, deren Kern sich durch eine sehr geringe Menge von Chromatin (3—4 Chromosomen) auszeichnet. Diese Zellen betrachte ich als Spermatocyten (*spc*). Auf welche Weise sich die Spermatocyten in Spermatiden umwandeln, kann ich nicht sagen. Die Kerne der Spermatiden sind keulenförmig (*spd*) und bilden so den Übergang zu jungen Spermatozoen (*sp'*), welche einen spiraligen Kern und einen an beiden Enden zugespitzten Körper besitzen. Die reifen Spermatozoen (Fig. 14) sind auch an beiden Enden zugespitzt, wie Böhmig ganz richtig bemerkt, und haben einen fadenförmigen Kern; dabei ist ihr eines Ende besonders schlank und zieht sich in ein feinstes Fädchen aus. Zwischen den reifen Spermatozoen findet man fast stets einen Rest von Plasma, welchen ich mit Böhmig als Cytophore bezeichne.

Der Begattungsapparat von *Ussowii* steht seinem Baue nach dem von *orbicularis* am nächsten, ist also nach dem 1. Typus Böhmig's gebaut. Er besteht aus zwei Theilen: einem kugelförmigen hohlen Gebilde (Fig. 12), welches im Körper liegt, und einem rohrartig vorstreckbaren Penis (*p*). An jenem lässt sich ein vorderer (oberer) und ein hinterer (unterer) Abschnitt unterscheiden. Der erstere hat ziemlich dicke, muskulöse Wandungen und einen halbkugeligen Hohlraum, welcher immer voll Spermatozoen (*sp*) und einer Flüssigkeit ist, die durch Reagentien gerinnt und dann als feinkörnige Masse erscheint. Vielleicht entspricht dieser Abschnitt der 3. Zone der Penistasche Böhmig's (dem muskulösen Abschnitte); da ich ihn aber stets voll Spermatozoen fand, so will ich ihn als Vesicula seminalis bezeichnen.

Die hintere Abtheilung des Gebildes besteht aus Muskelfasern und Randparenchym, welches von den vielfachen Windungen des in der Ruhe eingezogenen Penis (*p*) durchzogen wird. Von einer eigentlichen »Penistasche«, in deren präformirten Hohlraum sich das Penisrohr zurückziehen könnte, darf hier nicht die Rede sein, und daher möchte ich diese Bezeichnung von Böhmig lieber vermeiden; dieser Theil entspricht dem parenchymatösen und parenchymatisch-musculösen Abschnitte der Böhmig'schen Penistasche. Die Länge des ganzen kugeligen Gebildes beträgt 150 μ, davon kommen auf den Diameter der Ves. seminalis 100 μ. Die Länge des rohrförmigen Penis im ausgestülpten Zustande überschreitet die Länge des vorhergehenden Abschnittes etwa $1^1/_2$ mal (230 μ). Der Bau des Penis stimmt fast vollkommen mit Böhmig's Angaben überein. Nur ist die Oberfläche des ausgestülpten Penis bei *H. Ussowii* mit vielen kleinen drüsigen Wärzchen bedeckt (Fig. 15 *pw*). Der Penis befindet sich stets auf der ventralen Fläche nahe am hinteren Ende des Körpers, der innere Theil des Begattungsapparates aber erstreckt sich vom Bauch bis zum Rücken.

Am hinteren Ende des Körpers ist stets eine kleine Grube (Fig. 12 u. 17 *) vorhanden, welche jedoch in keinem directen Verhältnisse zum Begattungsapparat zu stehen scheint; ihre Bedeutung ist mir unbekannt geblieben. Auf den Abbildungen (Fig. 1 u. 12) scheint das Copulationsorgan aus dem hinteren Ende auszutreten, welche Lage jedoch unnatürlich und vom Drucke des Deckgläschens verursacht ist.

Die gegenseitigen Beziehungen der Theile des Begattungsapparates erinnern in gewissem Grade an die Verhältnisse, wie sie

v. Graff bei *Amphichoerus cinereus* darstellt (4, Taf. 3 Fig. 2). *H. Ussowii* hat keinen Samenleiter. Hoden und Ves. seminalis stehen nur durch das dorsale Randparenchym in Verbindung. Die reifen Spermatozoen dringen nämlich durch dieses zur Ves. seminalis vor und hinein, ohne dass sie besondere Öffnungen dafür erkennen ließe: sie drängen sich einfach zwischen den Muskelschichten der Wandungen der Samenblase hindurch und gelangen so in den Hohlraum (Fig. 15 u. 16 *sp'*). Zuweilen sieht man vor der Ves. seminalis im Randparenchym einen Haufen Spermatozoen, welche noch nicht bis an dasselbe vorgedrungen sind (Fig. 12 *sp'*).

Weibliche Geschlechtsorgane.

Sie befinden sich auf der Bauchseite. Böhmig sagt über ihre Ausdehnung, dass »sie am Ende des ersten Körperdrittels beginnen und sich bis in den Anfangstheil des letzten erstrecken, ihre Hauptmasse mithin in das mittlere Drittel zu liegen kommt«. Bei *H. Ussowii* dagegen finde ich die Lage der weiblichen Keimdrüsen etwas anders: sie beginnen am Ende des mittleren Drittels und liegen ihrer Hauptmasse nach im letzten Drittel (Fig. 1 *ov*). Je nach den Arten ist die Gestalt der Ovarien verschieden: nach Böhmig sind sie nur bei *H. scutiformis* und *obtusus* wohlentwickelte und zusammenhängende Zellstränge; bei *acuminatus* hingegen werden sie durch Querfurchen unterbrochen; bei *ovatus* giebt es »nur kleine isolirte Gruppen oder vereinzelte Eizellen«, und *orbicularis* endlich zeigt »auf der einen Seite nur 5, auf der anderen 6 vollständig von einander getrennte und in die Randschicht des Parenchyms eingesenkte Eizellen«.

Die ausgebildeten Ovarien von *H. Ussowii* sind stets wohlentwickelte und zusammenhängende Zellenstränge, welche aus einigen Reihen ungleich großer Eizellen bestehen (Fig. 1 u. 12 *ov*). Die größeren Zellen liegen dabei immer dorsal, die kleineren ventral und näher zum Randparenchym (Fig. 6 *ov*). Dieses Verhalten ist schon von Böhmig bemerkt worden. Die Eier sind von Parenchymzellen, den sog. indifferenten oder Wanderzellen umgeben, welche zuweilen eine Follikelhaut darstellen (Fig. 21 *wz*) und durch einen länglichen Kern mit sehr dichtem Chromatingerüst charakterisirt sind.

Die Form der Eizellen hängt vom Druck der Zellen im Ovarium ab, und daher sind sie hier unregelmäßig polygonal, im Allgemeinen jedoch oval. Der größere Durchmesser der größten Eizellen beträgt

115 μ, der kleinere 90 μ. Der ebenfalls ovale Kern hat im größten Durchmesser beinahe 60 μ, im kleineren nahezu 50 μ. Der ansehnliche Nucleolus misst 20 μ. Nicht selten enthält das Kernkörperchen eine oder mehrere Vacuolen, deren Diameter etwa 14 μ beträgt.

Auf welche Weise die Eier nach außen gelangen, konnten weder Weldon noch Böhmig zeigen, und eben so wenig fand ich bei *H. Ussowii* distincte Eileiter oder eine weibliche Geschlechtsöffnung. Es ist wohl am wahrscheinlichsten, dass sie durch den Mund ausgestoßen werden.

H. Ussowii ist, wie die anderen Arten dieser Gattung, ein Zwitter, und zwar, wie es scheint, ein protandrischer. Bei einem Exemplar nämlich von den vieren, welche mir zu Gebote standen, fand ich den Hoden und das männliche Begattungsorgan vollkommen entwickelt, während von den Ovarien keine Spur zu bemerken war.

Die postcerebrale Zellenanhäufung.

Böhmig (2) war es, welcher bei seinen Haplodisken hinter dem Gehirn eine Anhäufung von eiähnlichen Zellen mit Parenchymzellen und Zooxanthellen dazwischen entdeckte. Bei *H. orbicularis* war die Menge der Zooxanthellen besonders groß, so dass ihnen gegenüber jene charakteristischen Zellen »ganz in den Hintergrund traten«.

Auch ich habe bei allen meinen Exemplaren von *H. Ussowii* dieselbe Anhäufung immer beobachtet. Die Zellen bilden hinter dem Gehirn eine ziemlich breite Schicht, welche letzteres vom Centralparenchym trennt (Fig. 18 *pcz*), ventral nach hinten zieht und sich dann in zwei divergirende Schenkel spaltet (Fig. 1 *pcz*); die beiden Zweige werden allmählich dünner und endigen als einreihige Zellstränge (Fig. 20 *pcz*). Einige von den postcerebralen Zellen erinnern besonders durch ihre Kernstructur an Eier (vgl. Fig. 19 u. 20 *pcz* und Fig. 21 *ov*), bei anderen dagegen ist der Bau der Kerne etwas verschieden, indem sich das Gerüst aus Chromosomen zusammensetzt, welche oft die Gestalt von Schleifen annehmen; dabei liegt das Kernkörperchen ganz frei ohne jeglichen Zusammenhang mit den Chromosomen oder ist gar nicht vorhanden, so dass diese Bilder im Allgemeinen den Eindruck von einer indirecten Kerntheilung hervorrufen (Fig. 18 *pcz*). Das Plasma der Zellen ist fein granulirt und dem von Eizellen vollkommen ähnlich. Zwischen den postcerebralen Zellen sind hier und da indifferente oder Wanderzellen des Parenchyms (*wz*),

sowie Zooxanthellen (*zo*) in ziemlich beträchtlicher Anzahl eingelagert. Letztere liegen in einer Höhle.

Böhmig erblickt im postcerebralen Zellenhaufen den Rest einer ehemals mächtigen Keimdrüse, welche die Ahnen der Haplodisken besessen hatten. Bei dem jungen Exemplar von *H. Ussowii*, das nur die männlichen Geschlechtsorgane entwickelt hat, fand ich in dem postcerebralen Haufen sehr klar die Ercheinungen der indirecten Theilung vor und schließe daraus, dass diese Zellen vielleicht das Material für die Ovarien liefern. Möglicherweise stellen beide Zweige dieses Haufens die Straßen dar, längs welchen die jungen Eizellen zu den sich bildenden Ovarien durch das Randparenchym hingelangen.

Parasitische Gebilde Böhmig's.

Böhmig beschreibt parasitische Gebilde in den Eizellen und den postcerebralen Zellen bei *H. scutiformis*, *acuminatus* und *ovatus* und glaubt nach ihren Entwicklungsformen, dass sie in »Beziehungen zu den Coccidien« ständen. Auch ich habe solche Gebilde an denselben Stellen bei *H. Ussowii* gesehen; gewöhnlich sind sie spiralig oder gebogen, liegen in ovalen Cysten und bestehen zuweilen aus Stücken (Fig. 20, 21 *x*). Über ihre Natur kann ich nichts Näheres sagen.

Systematische Stellung.

Alle bisher beschriebenen Arten der Gattung *Haplodiscus* wurden im Atlantischen Ocean als pelagische, schwimmende Organismen angetroffen. Die Species, welche mit anderen Auftriebobjekten aus dem Golfe von Neapel nach Kasan gebracht wurde, erscheint somit als der erste europäische Vertreter dieser Gattung. Wenn ich nun die Merkmale dieser Form mit den Diagnosen der Arten Böhmig's vergleiche, so finde ich, dass sie zu einer neuen, bisher unbekannten Art gehört, für welche ich folgende Diagnose aufstellen will.

Haplodiscus Ussowii n. sp.

Körper flach linsenförmig, mit fast kreisförmigem Umriss. Länge im conservirten Zustande 0,8 mm; Breite etwas größer (0,86 mm); Höhe in der Mitte 160 μ. Vorderende ganz abgerundet; am Hinterende eine Einstülpung. Mund im 2. Körperdrittel. Pharynx und Frontalorgan fehlen. Gehirn ganz vorn. Otocyste vorhanden. Ovarien

ventral als zwei compacte, in der Mittellinie zusammenhängende Stränge. Hoden dorsal, unpaar. Vasa deferentia nicht vorhanden. Begattungsorgan eine Vesicula seminalis und ein rohrförmiger, von kleinen Wärzchen bedeckter Penis.

Fundort. Golf von Neapel. Auftrieb 1889.

H. Ussowii steht *orbicularis* am nächsten, unterscheidet sich aber davon durch das Fehlen 1) des Frontalorgans, 2) der Umwandlung des Epithels am vorderen Ende, 3) der Ausbuchtung an demselben, 4) der Vasa deferentia und durch das Vorhandensein: 1) wohlentwickelter, compacter Ovarien, 2) einer Ves. seminalis, 3) der Wärzchen auf dem Penis, 4) der Einstülpung am Hinterende. Diese Merkmale scheinen mir für die Aufstellung einer neuen Art zu genügen.

Kasan, im December 1895.

Litteraturverzeichnis.

1. Böhmig, L., Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. 2. Plagiostomina und Cylindrostomina v. Graff. in: Zeit. Wiss. Z. 51. Bd. 1891.
2. —— Die Turbellaria acoela der Plankton-Expedition. in: Ergeb. Plankton-Exp. Bd. 2. H. g. 1895.
3. Delage, Y., Etudes histologiques sur les Planaires rhabdocoeles acoeles (*Convoluta Schultzei* O. Schm.). in: Arch. Z. Expér. (2.) Tome 4. 1886.
4. Graff, L. v., Die Organisation der Turbellaria acoela. Leipzig 1891.
5. Lang, A., Die Polycladen. in: Fauna Flora Golf Neapel. 11. Monographie. 1884.
6. Pereyaslawzewa, S., Monographie des Turbellariés de la mer noire. Odessa 1892.
7. Weldon, *Haplodiscus piger*; a new pelagic organism from the Bahamas. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2.) Vol. 29. 1889.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 16 und 17.

cp Centralparenchym,
cp' locale Plasmodienbildung im Centralparenchym,
dn Dorsalnerv,
dr Drüsen im Epithel,
dr' subepitheliale Drüsen,
dvm dorsoventrale Muskelzellen,
ep Epithel,

g Gehirn,
gz Ganglienzellen,
hn Hautnerv,
lm Längsmuskeln,
mf Muskelfasern,
mk Muskelkerne,
nf Nervenfasern,
nv Nahrungsvacuolen im Verdauungsplasmodium,
o Mund,
ot Otocyste,
ov Ovarien,
p Penis,
pcz postcerebrale Zellenhaufen,
pk Parenchymkerne,
pl verdauendes Plasmodium,
pm Zellmembran der vacuolisirten Centralparenchymzellen,
pv Vacuolen d. Centralparenchymzellen,
pw Peniswärzchen,
rm Ringmuskeln,
rn Randnerv,
rp Randparenchym,
sp Spermatozoen,
spc Spermatocyten,
spd Spermatiden,
spg Spermatogonien,
spg' Spermatogonien in Theilung,
t Hoden,
vs Vesicula seminalis,
wz Wanderzellen,
x parasitäre Gebilde,
zo Zooxanthellen.

Taf. 16.

Fig. 1. *Haplodiscus Ussowii.* Toto-Präparat von der Bauchfläche betrachtet. Vergr. 50 ×.
Fig. 2. Längsschnitt durch das Körperepithel des vorderen Endes. Vergr. 680 ×.
Fig. 3. Oberflächenschnitt. Vergr. 240 ×.
Fig. 4. Querschnitt durch das dorsale Randparenchym. Vergr. 660 ×.
Fig. 5. Stück eines Längsschnittes (etwas schief) von einem jungen Exemplare (noch ohne Ovarien). Vergr. 140 ×.
Fig. 6. Querschnitt durch das Ende des zweiten Körperdrittels eines Exemplares, welches vorher als Toto-Präparat diente und daher etwas comprimirt war. Vergr. 50 ×.
Fig. 7. Theil eines Querschnittes von demselben Exemplare. Vergr. 240 ×.
Fig. 8. Theil eines Horizontalschnittes. Vergr. 660 ×.
Fig. 9. Längsschnitt durch das Vorderende, combinirt aus zwei auf einander folgenden Schnitten. Vergr. 240 ×.
Fig. 10. Querschnitt durch das Gehirn. Vergr. 240 ×. * Spaltraum über der Otocyste.
Fig. 11. Horizontalschnitt durch das Gehirn. Vergr. 240 ×. * wie in Fig. 10.

Tafel 17.

Fig. 12. Geschlechtsorgane (vom Toto-Präparat Fig. 1). Vergr. 240 ×. * Einstülpung der Körperwand am Hinterende; *sp* das aus dem Penis austretende Spermatozoenschnürchen hat sich längs der Außenseite des ersteren nach vorn zurückgeschlagen; *sp'* Spermatozoenhaufen im Randparenchym.
Fig. 13. Theil eines Schnittes durch den Hoden. *sp'* junge, *sp* reife Spermatozoen, *sp''* solche quer durchschnitten. Vergr. 400 ×.
Fig. 14. Reife Spermatozoen. Vergr. 660 ×.
Fig. 15. Längsschnitt durch das Begattungsorgan. Vergr. 400 ×.

Fig. 16. Der folgende Schnitt. *sp'* Spermatozoen, welche durch das Randparenchym in die Samenblase eindringen. Vergr. 400 ><.

Fig. 17. Theil eines Horizontalschnittes durch das Hinterende. Vergr. 400 ><. * Einstülpung der Leibeswand.

Fig. 18. Längsschnitt durch das Vorderende, um die Lage des postcerebralen Zellenhaufens zu zeigen. Vergr. 385 ><.

Fig. 19. Querschnitt durch die vordere Partie des postcerebralen Zellenhaufens. Vergr. 385 ><.

Fig. 20. Querschnitt durch die Zweige desselben. Vergr. 385 ><.

Fig. 21. Theil eines Ovariums mit parasitären Gebilden und Zooxanthellen. Vergr. 660 ><.

Contributo all' istologia e alla fisiologia dei Lamellibranchi.

Di

Dav. Carazzi
in Firenze.

1. Ricerche sulle ostriche verdi.

Con la tavola 18.

1. Introduzione e bibliografia.

Come si vedrà più avanti, le nostre cognizioni sulla causa e sulla sede della colorazione verde nelle ostriche di Marennes sono finora tuttaltro che precise. È inutile ch' io riferisca qui le opinioni dei diversi osservatori precedenti al 1880, perchè esse possono esser lette nei sunti storici premessi alla nota del Puységur e alla memoria del Lankester, lavori conosciuti e citati comunemente.

Del Puységur (80) non varrebbe la pena di parlare se non avesse avuto l'immeritata fortuna di esser creduto non solo da molti autori di Manuali, ma anche da quei naturalisti che studiarono in seguito le ostriche verdi. Ed è alla continua citazione di lui che si deve la diffusione della credenza (del resto resa pubblica da altri sessantanni prima) secondo la quale le ostriche di Marennes diventano verdi perchè si nutrono di una diatomea verde, la *Navicula fusiformis*, var. *ostrearia*.

Eppure la semplice lettura di quella Nota avrebbe dovuto persuadere qualunque osservatore ch' essa non merita fede; basta ricordare questo soltanto: il Puységur non ha fatto nessun esame diretto sulle ostriche verdi di Marennes per precisare la sede della viridità. Ed egli confuse il colore proprio dei tessuti dell' ostrica verde coll' aspetto di ostriche che sembravano verdi perchè, essendo state tenute

in un bacino pieno di Navicule, ne avevano una grande quantità annidate nello spazio palleale e fra le lamelle branchiali. Ed è curioso notare che il Puységur citi nel suo lavoro, pur non tenendone conto nessuno, l' importante osservazione del Brébisson, il quale, molti anni prima, aveva detto: »on a cru que cette espèce (la *Navicula*) communiquait sa couleur aux huîtres vertes, tandis qu' il paraît qu' elle prend cette couleur quand elle croît dans un parc ayant de la tendance à verdir les huîtres«.

Quattro anni dopo il Ryder (84) conferma le conclusioni del Puységur ed aggiunge di aver notato una specie di viridità anche nell' *O. virginica* dell' America e nell' *O. angulata* del Tago, ch' ebbe opportunità di avere da Liverpool. Il Ryder aggiunge che dalle sue ricerche gli è nato »a shadow of doubt that the acquisition of this color comes about as follows: That the coloring is either derived from without, or else may be a hepatic coloring principle, which, on account of some derangement of the normal metabolic processes of the animal, has been dissolved and absorbed by the lympho-haemal fluid, and then imbibed by the blood cells.«

Osservo subito che questa ipotesi della malattia del fegato era stata pubblicata molti anni prima dal Coste (61).

Al Lankester (85) dobbiamo le prime ricerche sull' istologia delle ostriche verdi. Premessa una larga esposizione storica, in parte tolta dal Puységur, che non è neppure ricordato, il Lankester osserva giustamente che, come aveva già detto il Ryder, non è sostenibile la vecchia opinione del Bizio, secondo il quale l' inverdimento delle ostriche dipendeva dalla presenza di sali di rame nei tessuti. L' autore inglese accetta invece per vera l' asserzione del Puységur. Descrive e figura la *Navicula*, così abbondante nei »parcs« e che dagli ostricultori di Marennes è detta il »moss« e con esperienze chimiche e spettroscopiche (già fatte senza risultato dal Ryder) dimostra che il protoplasma bluastro della *Navicula* e il verde-blu delle ostriche di Marennes sono sostanze identiche per le quali propone il nome di marennina.

Passando all' esame diretto delle ostriche il Lankester ritiene che nei palpi labiali e nelle lamelle branchiali il verde sia »localised on the surface of these organs in certain peculiar cells of the superficial epithelium. These cells are large subspherical secretion-cells, which are placed at intervals among the smaller columnar cells which constitute the bulk of the epithelial clothing of the gills and of the

labial tentacles. The green colour is concentrated in these secretion-cells, and is localised in the granules which they contain.«

Il Lankester, che si era proposto di dimostrare che la sostanza verde veniva assorbita e depositata soltanto nelle »secretion-cells« delle branchie e dei palpi, »and nowhere else«, come stampa lui stesso sottolineando (pag. 78), ha qualche dubbio che traccia di pigmento verde sia diffusa nel protoplasma delle cellule epiteliali; ma aggiunge subito ch' egli ritiene ciò (pag. 90) »as due to optical conditions which allow the colour of those secretion-cells not in actual focus to be transferred by refraction and reflection to the surrounding colourless substance«.

Sempre secondo l'Autore inglese, le cellule di secrezione non si trovano altro che nei palpi e nelle lamelle. E dove esse »occur the green coloration occurs; where they are absent there is no green colour«. Egli nota anche ch' esse non sono esclusive delle ostriche verdi e che si trovano esattamente eguali, ma scolorate, in tutte le altre ostriche. Ed assicura che quelle cellule fabbricano i granuli verdi, i quali sarebbere poi emessi come mucina.

Più avanti il Lankester (pag. 92) fa un' altra osservazione: »A very curious condition is commonly exhibited by the secretion cells. They are to be found free on the surface of the epithelium and exhibit slow amoeboid movements. . . . they are secretion cells which had been detached from their position, and were leading a free wandering existence on the surface of the gill.«

Nella tavola che accompagna la memoria del *L.* sono raffigurate diversi esemplari di *Navicula*, un' ostrica verde, delle sezioni di lamella branchiale e delle cellule ameboidi con delle granulazioni blu-verdastre.

Dopo il lavoro del Lankester altri ne furono pubblicati in questi ultimi anni, ma tutti di poca importanza; ne darò qui un cenno. Lo Chatin (93) riprende le ricerche del Lankester e le conferma, pur dandole come originali; di suo vi aggiunge un errore, supponendo che le cellule di secrezione, da lui dette »macroblasti«, sieno di dimensioni enormi, 250 μ. Ed anche lui crede, sebbene »d'une façon secondaire et dans une misure très restreinte, qu'on peut invoquer les contractions amiboïdes et les déplacements des macroblastes pour expliquer la diffusion de la matière colorante. Dans les circonstances normales les contractions sont peu fréquentes et l'on voit rarement un macroblaste passant de l'état statique à l'état dynamique«.

Per il Pelseneer (92) invece, il fenomeno dell' inverdimento

è una fagocitosi difensiva. Egli ritiene, come gli altri, che il verde sia dovuto alla *Navicula*, »le pigment insoluble des *Navicula* passe dans le sang . . . les granulations pigmentaires insolubles constituent un produit nuisible dans le sang . . . elles sont mangées par les corpuscules sanguins. Ceux-ci passent dans les branchies et les palpes . . . pénètrent alors entre les cellules de l'épithélium ou détruisent certaines d'entre elles, de façon à arriver à la surface extérieure de l'organe . . . On s'explique facilement que les huîtres vertes placées dans de l'eau sans *Navicula*, se décolorent très vite (en un petit nombre d'heures, 36 au maximum), les corpuscules chargés de pigment étant rapidement éliminés par la grande surface libre des branchies et des palpes.«

Della stessa opinione è il De Bruyne (95) nella sua estesa e recente memoria sulla fagocitosi. Anche per lui (pag. 56) »la ‚marennine', matière colorante de la Diatomée, est incorporée par les leucocytes; pour l'expulser ils percent l'épithélium tégumentaire, surtout au niveau des branchies et des palpes auxquels ils donnent la coloration particulière«.

Altre due brevi note sull' argomento si devono al Ryder (93) e al Jourdain (93), ma non merita conto di parlarne. Il Lankester (93, 95) volle asserire ch' egli aveva scorto prima degli altri la fagocitosi e confermò ripetutamente i risultati del suo lavoro del 1885.

Infine di questi giorni l' Herdman (96) osservando la colorazione verde in alcune ostriche americane (*O. virginica?*) crede ch' esse sieno malate e aggiunge ch' egli trova il fegato »histologically in an abnormal, shrunken and degenerate condition«. Si tratterebbe dunque della vecchia ipotesi, già data per nuova dal Ryder, della malattia di fegato, alla quale l' Herdman aggiunge »an inflammatory condition or leucocytosis«.

In una polemica avuta l'anno decorso io accennai sommariamente (95) ai risultati delle mie ricerche, che sono riferiti per disteso nelle pagine che seguono.

Da questa rapida esposizione della questione si scorge che sulla causa dell' inverdimento delle ostriche di Marennes gli osservatori son tutti d' accordo. Essi ammettono come cosa sicura che il verde venga assorbito dall' apparato digerente colla *Navicula*, e che debba essere eliminato attraverso agli epiteli dei palpi e delle branchie perchè dannoso all' organismo.

Quanto alla sede della colorazione le opinioni sono divise. Per alcuni il pigmento verde è immagazzinato in cellule speciali (di secrezione, macroblasti) dell' epitelio ed è poi emesso come mucina; per altri quelle stesse cellule, dopo essersi caricate di granulazioni verdi, diventano mobili per portar fuori dall' organismo il loro contenuto; per altri, infine, il pigmento è preso dalle cellule ameboidi del sangue, e queste si fanno strada traverso all' epitelio, devastandolo e mangiandolo, per uscire all' esterno.

Io mi proposi di controllare con ricerche mie quelle dei predecessori, per vedere come si potevano conciliare le diverse opinioni, e quale era più la fondata; volevo poi assicurarmi se l' inverdimento era dovuto al nutrimento speciale dell' ostrica di Marennes, cioè alla *Navicula ostrearia*.

Mai più avrei creduto che la conclusione a cui sarei giunto sarebbe stata la seguente: tutto quel ch' è stato detto finora sulle ostriche verdi è completamente sbagliato, ed è la conseguenza di osservazioni o infondate o malamente interpretate. Tuttavia, per quanto inaspettato, questo è il risultato evidente ed, oso dire, incontrovertibile delle mie ricerche, non brevi e neanche sempre facili.

Bibliografia.

1861. Coste, P., Voyage d'exploration sur le litoral de la France et de l'Italie; Industrie de Marennes. 2me ed. Paris. pag. 109.

1877. Posner, C., Histologische Studien über die Kiemen der acephalen Mollusken. in: Arch. Mikr. Anat. 14. Bd. pag. 132.

1880. Puységur, G., Notice sur la cause du verdissement des Huîtres. in: Revue Marit. Colon. Paris. Tome 64 Livr. 221.

1883. Hoek, P. P. C., De voortplantingsorganen van de Oester [etc.]. Les organes de la génération de l'Huître [etc.]. in: Tijd. Nederl. Dierk. Ver. Suppl. Deel 1 pag. 113.

1884. Ryder, J., Supplementary note on the coloration of the blood corpuscles of the Oyster. in: 10. Rep. U. S. Comm. Fish Fisher. 1882. pag. 801.

1885. Lankester, E. R., On green Oysters. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 26 pag. 71.

1886. Thiele, J., Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. in: Zeit. Wiss. Z. 44. Bd. pag. 239.

1887. Apáthy, J., Studien über die Histologie der Najaden. in: Biol. Centralbl. 7. Bd. pag. 621.

Davidoff, M., Untersuchungen über die Beziehungen des Darmepithels zum lymphoiden Gewebe. in: Arch. Mikr. Anat. 29. Bd. pag. 495.

Gruenhagen, A., Über Fettresorption und Darmepithel. ibid. pag. 139.

1887. List, J. H., Über einzellige Drüsen (Becherzellen) im Blasenepithele der Amphibien. ibid. pag. 147.

1888. Paneth, J., Über die secernirenden Zellen des Dünndarm-Epithels. in: Arch. Mikr. Anat. 31. Bd. pag. 113.

Rawitz, B., Der Mantelrand der Acephalen. 1. Theil: Ostreacea. in: Jena. Zeit. Naturw. 22. Bd. pag. 415.

1889. Cattaneo, G., Sulla morfologia delle cellule ameboidi dei Molluschi e Artropodi. in: Boll. Sc. Pavia Anno 11 pag. 3.

Cuénot, L., Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques [etc.]. 1ère partie: Vertébrés. in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 7 pag. 1.

1891. Cattaneo, G., Gli amebociti dei Cefalopodi e loro confronto con quelli d' altri invertebrati. in: Atti Univ. Genova.

Cuénot, L., Etudes sur le sang [etc.]. 2me partie: Invertébrés. in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 9 pag. 13.

Flemming, W., Über Theilung und Kernformen bei Leucocyten, und über deren Attractionssphären. in: Arch. Mikr. Anat. 37. Bd. pag. 249.

Griesbach, H., Beiträge zur Histologie des Blutes. ibid. pag. 22.

Löwit, M., Die Anordnung und Neubildung von Leukoblasten und Erythroblasten in den Blutzellen bildenden Organen. ibid. 38. Bd. pag. 524.

1892. Cattaneo, G., Influenza del letargo sulle forme e i fenomeni delle cellule ameboidi negli invertebrati. in: Boll. Mus. Z. Anat. Genova. No. 1.

Pelseneer, P., La phagocytose défensive chez les Huîtres vertes. in: Bull. Soc. Malac. Belg. Tome 27 pag. LXII.

1893. Bizzozero, G., Sulle ghiandole tubolari del tubo gastroenterico [etc.]. in: Atti Accad. Torino Vol. 24, 27, 28. 1888—1893.

Carazzi, D., Manuale di Ostricultura e Mitilicultura. Milano.

Chatin, J., Du siège de la coloration chez les Huîtres vertes. in: Compt. Rend. Tome 116 pag. 1156.

De Bruyne, C., De la phagocytose observée, sur le vivant, dans les branchies des Mollusques lamellibranches. ibid. pag. 65.

Frenzel, J., Mikrographie der Mitteldarmdrüse [etc.]. in: Nova Acta Acad. Leop. Car. 60. Bd. pag. 317.

Janssens, Fr., Les Branchies des Acéphales. in: La Cellule. Tome 9 38. Bd. pag. 1.

Jourdain, S., Sur les causes de la viridité des Huîtres. in: Compt. Rend. Tome 116 pag. 408.

Knoll, Ph., Über die Blutkörperchen bei wirbellosen Thieren. in: Sitz.-Ber. Akad. Wien 102. Bd. 3. Abth. pag. 440.

Lankester, E. R., Phagocytes of green Oysters. in: Nature Vol. 48 pag. 75.

Ryder, J., On the cause of the greening of the Oyster [etc.]. in: Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia f. 1892 pag. 352.

Saint-Hilaire, C., Sur la fonction du foie des Crustacés et des Mollusques. in: Revue Sc. N. Pétersbourg 4. Année pag. 114.

1894. Chatin, A. & Muntz, A., Etude chimique sur la nature et les causes du verdissement des Huîtres. in: Compt. Rend. Tome 118 pag. 17.

1895. Carazzi, D., Sulla fagocitosi nei Lamellibranchi. in: Monit. Z. Ital. Anno 6 pag. 52.

1895. Carazzi, D., Fagocitosi e diapedesi nei Lamellibranchi. in: Monit. Z. Ital. Anno 6 pag. 249.

—— Green Oysters. in: Nature Vol. 52 pag. 643.

Chatin, J., Du siège de la coloration chez les Huîtres brunes. in: Compt. Rend. Tome 120 pag. 884.

De Bruyne, C., Contribution à l'étude de la Phagocytose. in: Arch. Biol. Tome 14 pag. 161.

Lankester, E. R., Green Oysters. in: Nature Vol. 52 pag. 28.

vom Rath, O., Über den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra mediterranea* im Speciellen und die Amitosenfrage im Allgemeinen. in: Zeit. Wiss. Z. 60. Bd. pag. 1.

1896. Chatin, J., De la phagocytose chez les Huîtres. Sur les macroblastes des Huîtres, leur origine et leur localisation. in: Compt. Rend. Tome 122 pag. 487.

Herdman, W. A., Report for 1895 on the Lancashire Sea-Fisheries Laboratory Univ. Coll. Liverpool. Liverpool.

Mayer, P., Über Schleimfärbung. in: Mitth. Z. Stat. Neapel. 12. Bd. pag. 303.

Trambusti, A. Contributo allo studio della cellula epatica. in: Ricerche Lab. Anat. Roma Vol. 5 pag. 81.

2. Materiale adoprato e metodi di ricerca.

Durante gl' inverni 1894, "95 e "96 mi sono provvisto ripetutamente di ostriche verdi di Marennes, sia facendole venire indirettamente, col mezzo di un negoziante di Monaco (principato), sia ordinandone direttamente qualche migliaio per volta a La Tremblade. Esse arrivavano alla Spezia sempre vive e in bonissime condizioni; usavo esaminarne subito qualcheduna e dopo mettevo le altre in mare, per servirmene con comodo, perchè la viridità è di lunga durata, come sanno tutti i venditori di ostriche di Marennes, ed ignorano i naturalisti che le hanno finora studiate.

È noto che a Marennes non nascono ostriche, ma che i coltivatori le comperano dai centri di produzione, Arcachon (Bordeaux) e Auray (Morbihan); parlo beninteso della specie *O. edulis*, perchè dell' *O. angulata* dirò in un capitolo a parte, occupandomi delle affermazioni dell' Herdman. Intorno al fiume Seudre, specialmente nelle notissime località di Marennes e La Tremblade, le ostriche bianche, deposte nei »parcs« verso la fine di settembre, prendono presto il colore verde, così che a metà ottobre cominciano ad esser vendute. La loro viridità va aumentando durante l' inverno fino a tutto febbraio, poi diminuisce continuamente, per cessare fra la fine

di marzo ed il principio di aprile. Credo opportune queste informazioni per chi volesse controllare le ricerche mie.

Sui metodi impiegati mi estendo qui per non dovere ripetermi; se è necessario indicare sempre con tutta esattezza come si è proceduto nelle investigazioni, lo è tanto più nel caso mio, perchè, come si vedrà più avanti, molti errori commessi dai miei predecessori furono dovuti a difetti di tecnica.

Per l' esame a fresco, che giova sempre fare per quanto esso sia impotente da solo a rischiarare la questione, mi contentavo naturalmente di osservare il pezzo di tessuto nell' acqua di mare. Gli animali che dovevano esser uccisi per ottenerne delle sezioni venivano prima addormentati. La narcosi è importantissima, per osservare i tessuti in condizioni il meno anormali che si può. Abbiamo già tante cause d' errore, dovute ai reagenti impiegati, che sarebbe una grave mancanza non ricorrere all' anestesia per attenuare almeno, se non togliere del tutto, i gravi effetti dello shock operatorio sugli elementi dell' animale che imprendiamo a studiare.

È noto che i lamellibranchi si possono addormentare bene tenendoli nell' acqua alla quale si aggiunge o solo alcool, o cloralio, oppure una soluzione alcoolica d' idroclorato di cocaina. A me parve che il primo metodo desse i migliori risultati, e l' ho preferito anche perchè il più economico. Si mette l' ostrica in un piccolo cristallizzatore quasi pieno d' acqua di mare pulita, e dopo si versa, adagio adagio, dell' alcool, che galleggia per alcun tempo, sciogliendosi lentamente nell' acqua di mare. È noto che questo metodo si deve al Lo Bianco, della Stazione zoologica di Napoli. Se la stanza, nella quale si tiene l' animale, non è riscaldata, sarà difficile, durante la fredda stagione, ch' esso s' addorma; ed in questo caso ho trovato comodo porlo dentro un termostato che mantenevo a circa 25° C. Così ottenevo l' anestesia in 24 ore. L' ostrica rimane in tal modo colle valve socchiuse e riesce quindi molto facile di tagliare con un bisturi affilato il muscolo adduttore. Se voglio preparare i palpi taglio con una forbiciata il cappuccio palleale e con un altro colpo separo dal corpo tutti e quattro i palpi; per le lamelle branchiali con tre tagli di forbice isolo un pezzo rettangolare comprendente tutti e quattro i foglietti delle due branchie. Soltanto dopo fissato, colorato (se la colorazione si fa in toto) e disidratato taglio e butto via i due palpi o i due foglietti branchiali esterni, imbettando e sezionando poi soltanto quelli interni, che non sono mai stati toccati da corpi estranei.

Come liquido fissativo non si possono adoperare le soluzioni cromiche, platiniche od osmiche, e quindi neanche i liquidi del Flemming, dell' Hermann, del Perenyi ecc.; infatti quelle sostanze nascondono, o per lo meno rendono malagevole la constatazione della sostanza verde. Servono invece l' alcool solo, le soluzioni a base di sublimato e quindi i liquidi del Mingazzini e del Gilson. Io ho dato la preferenza a quest' ultimo, che preparo con una lieve modificazione alla formula dell' autore, per avere delle quantità facili a misurare. In un litro d' acqua distillata aggiungo 10 gr. di cloruro di sodio e vi unisco 100 cc. di alcool a 70% nel quale ho sciolto 20 gr. di sublimato corrosivo; poi verso nella soluzione 15 cc. di acido nitrico puro concentrato e 5 cc. di acido acetico glaciale. Credo di poter affermare che questo fissativo è uno dei migliori che abbiamo, e che può esser adoprato con molti e diversi animali.

I piccoli pezzi d' ostrica (palpi, lamelle branchiali, intestino terminale ecc.) si tengono un' ora o due nel liq. del Gilson. Il corpo intero, nel quale tuttavia è sempre bene fare un largo taglio per facilitare la penetrazione del fissativo, si lascia per 4—6 ore. I lavaggi si fanno nell' alcool jodato, evitando l' acqua; e se il pezzo è grosso si cambia l' alcool jodato un paio di volte. I pezzi vi si tengono un paio d' ore se son piccoli; per uno grosso occorrono 24 ore.

Le rimanenti manipolazioni sono le solite, cioè alcool forte, alcool assoluto, olio di legno di cedro, paraffina.

Tanto l' alcool che le soluzioni di sublimato non sciolgono, nè alterano la colorazione verde. Tuttavia osservo che nell' alcool solo e nel solo sublimato si ha un tóno di verde un poco più smorto del colore primitivo, invece nei liquidi che oltre il sublimato contengono degli acidi si ha un tóno di verde leggermente bluastro. Durante l' indurimento coll' alcool si vedrà sciogliersi una sostanza gialla quando il pezzo contiene anche una qualche porzione del fegato. Quel giallo è contenuto nelle cellule epatiche, ben note a tutti dopo le ricerche del Frenzel (93).

Dovendo fare delle sezioni continue di un pezzo grande uso di solito la colorazione in toto; i colori preferiti furono il paracarminio e il carmallume del Mayer; ma molto spesso, specialmente per i palpi e le lamelle branchiali, ho adoprato la colorazione sulle sezioni. Quando queste servivano per stabilire i rapporti fra i vari organi furono fatte da 7 a 8 μ di spessore; ma per le ricerche più delicate di soli 4—5 e anche 3 μ. Per le sezioni continue ho

adoprato il microtomo a bilico (tipo Cambridge, modificato dalla Stazione Zoologica di Napoli) costruito dal JUNG di Heidelberg. È un microtomo praticissimo, sotto tutti i riguardi e che dà ottimi risultati anche con pezzi relativamente grandi, purchè l' imparaffinamento sia stato fatto con cura.

Le sezioni continue ho sempre attaccate col semplice e comodo metodo dell' acqua distillata, alla quale aggiungevo piccole quantità d' alcool per facilitare l' adesione. Le sezioni da colorare erano sempre attaccate al coprioggetto.

Per la colorazione delle sezioni, quando si tratta di fare un esame d' insieme, si hanno dei brillanti risultati dal picrocarminio del RANVIER 1% fatto agire per un' ora; si lava rapidamente nell' alcool, si disidrata, si rischiara con xilolo e si chiude. Colorazioni più delicate si hanno col carmallume (3 minuti) e coll' emallume del MAYER (1 minuto), lavando nell' acqua con allume 1% e poi con acqua semplice. Ancor più precisa e brillante è la colorazione colla safranina. Io adopero una soluzione già vecchia di due anni, fatta con safranina solubile nell' acqua (di GRÜBLER) gr. 1, acqua distillata gr. 100, alcool a 90% cc. 50. Vi lascio le sezioni per un' ora, lavo rapidamente (30″) nell' alcool a 70% acidulato con HCl 0,1%, poi alcool assoluto e xilolo. Questa colorazione dev' essere anche duratura perchè dopo un anno ho trovato i preparati perfettamente colorati.

In alcuni casi, come dirò a suo tempo, avevo bisogno di doppie colorazioni (oltre a quella ricordata del picrocarminio). Il liquido BIONDI-HEIDENHAIN molto spesso fallisce, ma esso è di riuscita certa se si osservano le modificazioni suggerite dal prof. TRAMBUSTI (**96**). Le sezioni si liberano dalla paraffina col xilolo, si passano nell' alcool assoluto e poi si tengono per due ore in una soluzione d' acido acetico (1 a 500) nell' acqua. Quindi si lasciano per 24 ore in questa miscela, preparata di fresco:

Soluzione madre BIONDI-HEIDENHAIN (1 a 80) gr.	1
Acqua distillata . . . . . »	150
Acido acetico 1% . . . . . »	2,5

Si passa rapidamente per due volte nell' alcool assoluto, si rischiara con xilolo, si lascia asciugare bene e si chiude nel balsamo denso; con queste avvertenze la colorazione ha una maggior durata. Ad ogni modo dopo alcuni mesi il verde di metile scompare, e rimane solo la fucsina.

Una buona doppia colorazione si ottiene colorando successivamente, secondo le indicazioni già date, coll' emallume e poi colla safranina. Ho adoprato anche il Blu di metilene (gr. 0,1; alcool 100; acqua 400) e il Blu Vittoria (gr. 0,1; alcool 10; acqua 90), facendo agire l' uno e l' altro per mezzora. Per colorazione secondaria, dopo l' emallume, la safranina, il blu di metilene e il blu Vittoria, mi son servito di una soluzione di eosina solubile nell' acqua (Grübler) così preparata: eosina gr. 1, alcool 90% cc. 100, acqua distillata 200. Si colora per 10 minuti, si disidrata (mettere una traccia di eosina nell' alcool assoluto), si rischiara con xilolo e si chiude nel balsamo.

Finalmente, in questi ultimi giorni ho provato anche le due miscele recentemente fatte conoscere dal Mayer (96) per l' esame della mucina, cioè il mucicarminio e la mucematein a.

3. Distribuzione della sostanza verde.

Se si apre un' ostrica di Marennes nel tempo del massimo inverdimento, cioè da dicembre a tutto febbraio, si scorge, appena levata una delle valve, il colore caratteristico sulle lamelle branchiali e sui palpi, come fu raffigurato nella sua tavola dal Lankester. E quelle e questi, formando uno strato colorato di uno spessore rilevante appaiono, piuttosto che verdi, di un tóno bluastro; ma se si esamina una sola lamella o un solo palpo la tinta apparirà verde, e tale si scorge poi evidentemente nelle sezioni esaminate per trasparenza. Non tutte le ostriche sono egualmente colorate, ma se si guarda un esemplare nel quale il verde sia abbondante, basterà un poco di oculatezza per accorgersi, dal semplice esame esteriore, di altri due organi colorati in verde, e sono il mantello e l' intestino terminale, cioè quella parte d' intestino che uscendo dalla massa del corpo, presso il ventricolo del cuore, scende lungo il muscolo adduttore dalla parte aborale, per finire coll' apertura anale. Non sempre il mantello è verde, ma talvolta lo è sensibilmente verso la parte apicale, nella regione dei tentacoli. L'intestino terminale in tutta la parte che non è addossata al muscolo adduttore è rivestito da una tunica palleale e se questa, come succede sovente, ha un pigmento oscuro molto marcato può nascondere la colorazione verde della sottostante mucosa.

Continuando l' esame macroscopico, per avere un' idea d' insieme della distribuzione del verde, sarà bene fare con un coltello sottile e bene affilato un' ampia sezione di tutto l'animale, lasciato su di una delle valve, in modo da tagliare il corpo a metà circa, in un

piano parallelo ai due gusci; si tratta cioè di fare una sezione sagittale, perchè le valve (come tutti sanno) corrispondono ai fianchi del corpo. Nella figura 1 (tav. 18) si vede, semischematica, una tale sezione; dalla quale risulta che il verde si continua dentro la bocca oltre i palpi, eppoi giù per il tratto che diremo faringo-esofageo, diminuisce più sotto e scompare completamente nello stomaco e nella porzione che si continua a questo, corrispondente al vero cieco di altri lamellibranchi. Un poco sopra al piccolo foro che mette in comunicazione la porzione suddetta col principio dell' intestino medio, il verde torna a comparire ed è visibilissimo in tutto l' intestino circondante e giù per l' intestino terminale fino all' ano.

Il fegato non appare verde, ma del solito colore rosso bruno (color terra cotta di Siena) un poco più oscuro di quel che si scorge nelle ostriche bianche. Se mettiamo quella metà di ostrica a indurire nell' alcool forte (80—90%) e si cambia il liquido un paio di volte si vedrà sciogliersi un color giallo ch' era contenuto nelle cellule epatiche (vedi le figure nel lavoro del Frenzel) e tutti i lobuli del fegato prendere una colorazione verde quasi identica a quella delle branchie, dei palpi e della mucosa intestinale, ma d' un tóno un poco più smorto. Ora è noto fin dalle vecchie ricerche dei chimici francesi (Dumas, Berthelot) che il verde delle ostriche di Marennes è insolubile nell' alcool.

Stomaco, cuore[1], organo del Bojanus, glandula pericardica, muscolo adduttore non sono mai colorati in verde. E ricordo qui, una volta per sempre, che ostriche di Marennes ne ho esaminate diverse centinaia a periodi molto diversi, e ripetuti per tre o quattro volte all' anno durante tre anni.

Passiamo adesso all' esame istologico dei singoli organi verdi, mediante l' esame di sezioni ottenute nei modi e colle avvertenze date nel capitolo 2.

Lamelle branchiali. Viste tutte unite a cagione della loro massa esse sembrano molto verdi, ma nelle sezioni sottili il colore si scorge difficilmente ed in minor quantità che nei palpi e in tutto l' intestino circondante e terminale. Consiglio quindi chi volesse controllare le

---

[1] Il Ryder dice d' aver visto la superfice del ventricolo del cuore verde; egli ha preso certamente abbaglio, credendo superfice del ventricolo il rivestimento palleale soprapericardico. E il mantello, specialmente nell' ostrica americana (*O. virginica*) e nella portoghese (*O. angulata*), può essere abbondantemente verde-giallo, come dirò a suo tempo.

mie ricerche di riservare l' esame delle branchie per ultimo, dopo essersi famigliarizzato con quello dei due organi surricordati.

Se si fa una sezione trasversale di una lamella branchiale molto sottile, cioè sotto i 7 μ, è difficile avere un' idea della distribuzione del verde; è preferibile una sezione di 12—15 μ, messa magari nel balsamo senza prima colorirla, oppure servendosi di una tinta di color rosso vivace (paracarminio allungato, safranina) per darle una colorazione di contrasto. Sarà meglio evitare le sezioni molto vicine alla base (prossimali) e quelle apicali (distali), perchè esse sono così stipate di cellule di secrezione da non lasciar scorgere bene il verde; si dia la preferenza alle sezioni della parte media della lamella e si vedrà la distribuzione del colore come è rappresentato nella fig. 2 e nella figura 3. Nelle quali si scorge senza nessun dubbio che le cellule di secrezione non contengono sostanza verde, e che questa è contenuta prima di tutto nella parte distale delle cellule cilindriche epiteliali protoplasmatiche, ma non subito sotto la base delle ciglia vibratili, bensì in una zona un poco più profonda, superiore ai nuclei. Evidentemente è proprio il protoplasma cellulare che ha assunto, in quel tratto, la colorazione verde. Anche coi più forti ingrandimenti e coi migliori obiettivi non si può risolvere quella colorazione in granuli distinti, tuttavia, più o meno visibilmente, il protoplasma verde ha un aspetto sottilmente punteggiato. Verso la base dell' epitelio, ma non più dentro alle cellule epiteliali, bensì fra di esse in certi spazi irregolari, si scorgono dei cumoli di granulazioni tondeggianti e del diametro di 1—2 μ, di un colore verde spiccatissimo. Finalmente, nelle lacune sanguigne fra gli amebociti se ne vede qualcheduno pieno di granulazioni verdi, identiche in tutto a quelle degli spazi intercellulari della base dell' epitelio. Questo è quel che si osserva, più o meno facilmente, in maggiore o minore quantità ma costantemente in tutte le ostriche di Marennes inverdite.

Palpi labiali. Si osservino le stesse precauzioni indicate per le branchie. Anche qui l'esame istologico dà sempre questi risultati: cellule di secrezione mai colorate, e si noti, a questo proposito, che la parte più verde del palpo è quella frangiata orale, mentre è pochissimo colorata la porzione liscia aborale; ora le cellule di secrezione sono molto più frequenti in quest' ultima porzione e scarse nella prima (salvo le sommità delle creste e la parte apicale, distale, del palpo). L' esame delle figure 6, 7 e 8 mi risparmia di aggiungere altro; come si vede la distribuzione della sostanza è identica a quella dell' epitelio delle lamelle branchiali.

Cellule di secrezione. Prima di proseguire è necessario ch' io mi trattenga su questi elementi, che dal LANKESTER e dallo CHATIN furono erroneamente creduti la sede dell' inverdimento.

È noto che in tutti i lamellibranchi l' orlo del mantello, la superfice delle branchie e dei palpi sono cosparse di una sostanza lubrica che all' aria si rapprende in una materia molle bianchiccia filamentosa, assai simile per l' aspetto fisico al muco. Tuttavia secondo le idee ancora accettate in istologia quella sostanza sarebbe ben diversa dalla mucina propriamente detta, non avendone i caratteri chimici. Dirò adunque che si tratta di una nucleo-albumina[1] secreta dalle cellule superficiali, le quali, dal POSNER (77) che per il primo le descrisse e figurò nelle branchie delle najadi, e poi da tutti gli autori tedeschi, vennero chiamate Becherzellen, benchè nelle branchie, nei palpi e talvolta anche nel mantello abbiano di solito una forma ovoidale o subsferica, piuttosto che a calice. Forma questa ultima che troveremo invece nelle cellule di secrezione dell' apparato digerente (del quale dirò più avanti), e che sono per tanti versi simili alle cellule caliciformi dei vertebrati.

Nell' orlo del mantello dei lamellibranchi queste cellule di secrezione vennero descritte ampiamente ed accuratamente del RAWITZ (88) e nelle branchie, oltre al POSNER già citato, le ricorda e le figura anche il JANSSENS (93). Nei palpi labiali furono notate dal THIELE (86), che ne parla brevemente.

Nelle branchie e nei palpi delle ostriche esse sono abbondanti, molto più di quello che si è creduto finora da coloro che le hanno figurate; specialmente straordinario è il loro numero nella parte più distale di quei due organi. Presso l' orlo, nelle parti apicali dei segmenti secondari delle lamelle branchiali e sulle creste dei ripiegamenti dei palpi esse sono così numerose, così stipate da nascondere completamente le cellule epiteliali cilindriche protoplasmatiche, in mezzo alle quali stanno conficcate. E sia per la grande quantità, sia per la poca adesione che hanno coll' epitelio rimanente, sia per la loro lubricità, esse si staccano facilissimamente dalla mucosa; così che ad un primo esame, fatto su di un pezzo di tessuto maneggiato senza le precauzioni che ho indicate nel precedente capitolo, capita di farsi un' idea erronea della loro distribuzione. Talvolta infatti sembra che manchino ed

[1] Dice il MAYER (96), e mi piace riportare le sue parole (p. 323): »In der That wissen wir vom Schleime der höheren Thiere chemisch noch recht wenig und von dem der allermeisten Wirbellosen so gut wie gar nichts.«

allora il tessuto, esaminato in sezione parallela alla superfice, prende l' aspetto bucherellato, quale ho rappresentato nella fig. 4. E non ho nessun dubbio che in molti casi la così detta membrana finestrata epiteliale degli autori non sia altro che una sezione così fatta, nella quale gli spazi vuoti rappresentano appunto il posto dove stavano incastrate le cellule di secrezione, sgusciate durante i maneggi operatori. E sono quegli spazi vuoti che alcuno ritenne come causati dalla fuoruscita degli amebociti.

Il contenuto delle cellule di secrezione è sempre incoloro. A fresco si scorge bene la membrana, ma il nucleo è invisibile; tutta la parte somatica è costituita da grossi granuli subuguali (2—3 μ), assai trasparenti. Le dimensioni della cellula sono rilevanti, di solito 15 μ, talvolta 20 ed eccezionalmente fino 25. La forma è subsferica od ovoide, nelle branchie; nei palpi è più allungata ed anche caliciforme. Per le dimensioni, tanto maggiori di quelle delle cellule epiteliali cilindriche (queste hanno in media 5 μ di larghezza e una lunghezza assai variabile, secondo la posizione), per la forma e sovratutto per la grande trasparenza del loro contenuto, le cellule di secrezione spiccano sull' epitelio circostante, e appaiono come se fossero alla superfice di esso.

Ho detto che se il tessuto non è preparato colle dovute e indicate cautele l' esame delle Becherzellen può essere negativo, o per lo meno inesatto, essendo che molte sgusciano fuori durante le manipolazioni. Si deve ricordare poi che parecchie sostanze coloranti le mettono pochissimo in evidenza.

Avendo già detto che le cellule di secrezione sono le stesse già descritte dal Rawitz nell' orlo del mantello, e che hanno molti ed importanti punti di contatto colle cellule caliciformi dei vertebrati, reputo inutile insistere su questi due punti: 1) le cellule di secrezione sono nel tessuto, e non già alla superfice di esso, 2) esse non possono per la loro natura fare nessun movimento.

Coll' acido osmico le cellule di secrezione prendono una tinta bruna (vedi fig. 5); nelle sezioni fissate coll' alcool, col sublimato, col liquido del Mingazzini e con quello del Gilson si differenziano bene dal tessuto circostante, adoprando le sostanze coloranti qui sotto indicate.

Col picrocarminio (lavare rapidamente con alcool; non occorre aggiungere ac. picrico all' alcool assoluto o al xilolo) tutti i nuclei, sia delle cellule protoplasmatiche che di quelle di secrezione, prendono un color rosso vivo, i granuli di queste ultime si colorano

fortemente in giallo, che spicca nel tessuto circostante colorato in roseo. I granuli di secreto non si colorano, nè coll' emallume, nè col mucicarminio o colla mucemateina del Mayer. Lo stesso risultato negativo si ha col carminio e col blu di metilene. Il carmallume talvolta colora leggermente, meno del tessuto circostante, qualchevolta un poco di più. Col blu Vittoria, che colora i nuclei e lascia scolorato il protoplasma, i granuli prendono un colore vivissimo; come lo prendono coll' eosina. Colla miscela Biondi-Trambusti il nucleo si colora in verde violetto, i granuli in rosso cupo, con un punto centrale più scuro. La safranina colora vivamente il nucleo, ma dà al contenuto una tinta gialla molto smorta e di rado si scorgono dei puntini rosso-vivo, che si direbbe corrispondere al centro dei granuli. Talvolta, specialmente col carmallume, ma anche coll' emallume, la cellula prende un aspetto reticolato. Per il List (87) e il Janssens (op. cit.) quell' aspetto corrisponde a un vero reticolo di fibrille esistenti fra un granulo e l' altro. Nelle cellule caliciformi dei vertebrati il Paneth (88) osserva: »wenn man in der Theka dieser Becherzellen ein Reticulum findet, so ist dieses nicht protoplasmatischer Natur, sondern besteht aus Secret«. Per il Bizzozero (93), invece, »ai granuli è interposta una sostanza che a cagione della forma sferica dei granuli stessi dev' essere configurata a reticolo, a maglie circolari, e che nella parte profonda della cellula si continua col protoplasma circondante il nucleo« (nota 7ª, pag. 120). Io inclinerei piuttosto verso l' opinione del Paneth, non fosse altro perchè l' aspetto a reticolo si scorge qualche volta soltanto, ma non nel maggior numero dei casi; ad ogni modo è certo che quella disposizione è dovuta all' effetto dei reagenti, anche se si tratta, come crede il Bizzozero, di una sostanza interposta ai granuli. Non mi pare infondata l' idea, che m' è venuta molte volte nel vedere le cellule colla superficie reticolata, che si tratti semplicemente di una compressione dei granuli, quando questi sono numerosi e assai vicini, sì che prendono una forma poliedrica; e questa dà all' insieme della superfice cellulare un aspetto reticolato.

Ho detto che la safranina mi ha sempre dato una colorazione d' un giallo smorto, mai ho visto le granulazioni colorarsi in rosso; bensì talvolta nel centro esse mostravano un finissimo punto rosso. I diversi aspetti delle cellule di secrezione ho riuniti nella fig. 3. Anche colla miscela Biondi-Trambusti il contenuto non si colora sempre egualmente. Queste differenze non sono certo morfologiche, ma piuttosto si deve ritenere col Rawitz (p. 38) che »wir haben

es hier also offenbar mit zwei verschiedenen Stadien in der Thätigkeit der Becherzellen zu thun«.

Possiamo adesso vedere facilmente in quali errori sieno caduti il LANKESTER e lo CHATIN. Ho già detto che il contenuto delle cellule di secrezione non è mai colorato, ed ha anzi una grande trasparenza; aggiungerò qui che tutte le sostanze coloranti che tingono il contenuto di quelle cellule, come anche qualunque altro colore, non hanno mai la capacità di alterare la sostanza verde delle ostriche di Marennes. Si capisce di quale vantaggio sia questo fatto per lo studio della distribuzione del verde. Ora, come si conciliano questi fatti indiscutibili colle affermazioni dei due autori menzionati? Essi esaminarono dapprima una porzione di lamella a fresco, cioè messa sotto al microscopio appena tagliata dall' animale vivente; e in questo modo le cellule di secrezione apparvero loro verdi per una illusione ottica. Infatti a cagione della grande trasparenza del loro contenuto esse assorbono la luce colorata in verde dal protoplasma inverdito delle cellule epiteliali circondanti e specialmente dalle granulazioni verdi che si trovano nella parte più profonda dell' epitelio e molto spesso sotto alle stesse cellule di secrezione; si vegga infatti le figure 2, 3, 7.

Le cose stanno dunque proprio all' opposto di quel che credette il LANKESTER (pag. 78 e 90), e del resto anche l' esame a fresco, se è proseguito con diligenza, fa entrare in sospetto dell' errore, perchè quando si abbassa lentamente l' obbiettivo sulla preparazione, le prime cellule di secrezione che arrivano in foco si vedono scolorate; ed è solo scendendo nel profondo del tessuto che appaiono verdi.

Come si spiega che tanto l' autore inglese come quello francese non s' accorsero dell' inganno esaminando le sezioni fissate e indurite di lamella branchiale o di palpo? Il LANKESTER non dà nessuna indicazione tecnica, ma ricordo che non dice mai di aver visto la sostanza verde nelle sezioni, soltanto continua a considerare le cellule di secrezione come la sede di essa, perchè di ciò si era persuaso coll' esame a fresco. E probabilmente egli avrà adoprato per fissatore una soluzione cromica od osmica. Quanto allo CHATIN egli dice chiaramente di aver impiegato l' ac. osmico 1 a 500, e questo colora in grigio le membrane e il protoplasma, e colora in bruno il contenuto delle cellule di secrezione. Noto poi, a proposito di queste ultime, che lo CHATIN ignora tutta la letteratura sull' argomento, ed attribuisce loro una dimensione dieci volte maggiore della massima,

quale si riscontra solo eccezionalmente nei più grossi esemplari di *O. angulata.*

Del resto che le affermazioni dei due autori menzionati sieno la conseguenza di errori di tecnica e di poca abilità nell' osservazione, non può cader dubbio, quando si pensa ch' eglino non s' accorsero della colorazione verde del protoplasma delle cellule epiteliali cilindriche, e non videro neppure i grossi cumoli di granuli verdi alla base dell' epitelio. Se poi essi non si fossero limitati all' esame delle sole branchie, ma l' avessero esteso anche al mantello, si sarebbero persuasi d' esser caduti in errore. Infatti mentre qui le cellule di secrezione sono abbondantissime, il verde o manca del tutto, od è molto scarso, appunto perchè esso non si trova mai dentro quegli elementi.

L' esame a fresco di un pezzo d' orlo di mantello d' ostrica di Marennes, cioè dove è più abbondante il pigmento, avrebbe anche dimostrato ai due autori sopra mentovati che la colorazione verde nelle cellule di secrezione è un' illusione ottica. Infatti in questo caso esse assorbono la colorazione dell' epitelio pigmentato circostante e sembrano perciò colorate in giallo bruno[1], al modo istesso che nelle branchie sembrano verdi.

Mantello. Nel tessuto palleale delle ostriche di Marennes il verde si trova talvolta mancante, e sempre in quantità poco notevole. È più facile scorgerlo verso i tentacoli e nell' epitelio del cappuccio palleale; ma se si esamina con diligenza, si riuscirà a scorgerne traccia anche in altre località; così per es. mi è riuscito vederne nel mantello che ricopre il così detto processo orale[2]. Anche qui si trova che la colorazione è nella parte apicale del protoplasma delle cellule epiteliali non pigmentate, e spesso riesce difficile rintracciarla a cagione del pigmento bruno molto abbondante in tanti elementi del mantello. Alla base dell' epitelio si scorgono di tanto in tanto alcuni piccoli cumoli di granulazioni verdi. Inutile ripetere che le

---

[1] Lo Chatin (**95**) s' accorse di questo fatto e ne trasse la conclusione che la colorazione bruna risiede nelle cellule di secrezione, ch' egli si ostina a chiamar macroblasti! Nè l' esame delle sezioni poteva farlo accorto dell' errore perchè egli continuò a servirsi dell' acido osmico come fissativo. E certo oltrepassa i limiti dell' umana intelligenza concepire come si possa studiare una colorazione bruna dentro elementi che sono stati prima anneriti col fissativo!

[2] L' espressione è poco esatta, ma non è mia. Fu introdotta, se non erro, dall' Hoek (**83**) e l'accetto, per non inventare parole nuove. Il processo orale è indicato nella fig. 1, e si scorge subito che corrisponde bene alla regione del piede delle najadi, p. es.; e per non indurre in errore sarebbe stato meglio chiamarlo processo pedale, o regione ipogastrica.

numerose cellule di secrezione del palleo sono sempre sprovviste di colorazione verde, come di qualunque altra sostanza pigmentata.

Faringe-esofago. In continuità dello spazio lasciato dai palpi si ha la fessura orizzontale che costituisce la faringe; anche in essa l' epitelio forma delle pieghe, ma queste, a differenza delle frange dei palpi, sono regolari e subuguali. La colorazione verde è evidentissima tanto qui che nel successivo esofago. Nella parte apicale dell' epitelio, in una zona di poco sottostante all' orlo dove s' inseriscono le ciglia vibratili, il protoplasma mostra il colore verde, e nell' esofago è più facile scorgere ch' esso forma delle minutissime granulazioni, le quali vanno diradandosi scendendo verso il basso. Alla base delle lunghe cellule epiteliali ritroviamo i soliti cumoli con grosse e ben distinte granulazioni verdi. Vedi del resto la figura 9 che rappresenta una sezione dell' esofago; si noti che il verde prende un tóno più scuro, confrontato con quello dei palpi. Scendendo verso lo stomaco, la colorazione diminuisce sempre, e scompare completamente prima di arrivare in quest' organo.

Stomaco. Se qui manca sempre la colorazione verde, ho tuttavia da far notare qualche particolarità. La parte dorsale dello stomaco (lato sinistro di chi guarda lo stomaco della fig. 1), nella quale sta adagiata la porzione più grossa dello stilo cristallino (fig. 1, *St. c.*), ha l' epitelio senza nessuna specie di contenuto colorato; e qui è evidente la somiglianza coll' epitelio della porzione di stomaco che scende assottigliandosi a tubo nel processo orale (fig. 1, *I. d.*), dove si continua lo stilo cristallino, che finisce nell' ultimo tratto di quella regione, nella figura 1 indicata *I. c.* Se si guarda invece l'epitelio della parte orale dello stomaco, cioè dove quest' organo è più vicino alle branchie, troviamo tante ripiegature della mucosa fra loro subuguali e formate da cellule assai lunghe e sottili. La metà di una di queste ripiegature è disegnata nella fig. 10. Qui il protoplasma delle cellule nella sua parte apicale mostra di esser tutto ripieno di sottilissime granulazioni di color bruno rossastro (*g*); più in basso, e specialmente nella parte basale vicina al connettivo, si trovano dei nuclei di amebociti con intorno delle distinte granulazioni dello stesso colore. È insomma evidente la somiglianza fra questa sostanza bruno rossastra e la sostanza verde degli altri epiteli, sia per il modo con cui è distribuita, sia per le proprietà chimiche, rispetto agli agenti adoperati per fissare e indurire l'animale.

Nello stomaco le cellule di secrezione sono assai scarse; hanno più distinta la forma allungata fusiforme; e come nello stomaco si

trovano anche nei ciechi epatici che sboccano in esso. Il contenuto delle cellule di secrezione è, come sempre, privo di qualunque colorazione.

Intestino medio e terminale. Un poco al disopra del breve cieco dove ha termine lo stilo cristallino, si trova sulla destra una piccola apertura di comunicazione coll' intestino medio (fig. 1 *I m*). Esso principia con un brevissimo cieco (*I r*) e poi sale su per il processo orale, parallelamente al cieco gastrico, che si può anche dire intestino discendente (*I d*), e dalla parte più esterna, cioè verso le branchie. Poco sopra il livello del cuore, l' intestino medio si ripiega a sinistra, risale su per la regione aborale fra lo stomaco e il dorso, si sposta sul fianco sinistro dell' animale e subito dietro il principio dello stomaco si ripiega verso la parte orale, scende fino a passare vicino al termine dello stomaco, qui torna a piegarsi per andare nuovamente nella parte aborale e, giunto dove finisce il ventricolo del cuore (senza attraversarlo), esce dalla massa del corpo. Qui rivestito da una tunica palleale, prende il nome d'intestino terminale e rimanendo nella parte aborale del muscolo adduttore finisce con una piccola coppa anale (*A*, fig. 1).

Una sezione trasversale dell' intestino presa in un punto qualunque del suo lungo percorso, dal foro di comunicazione surricordato fino all' ano, mostra sempre la stessa struttura istologica e la forma ch' è rappresentata nella fig. 11. La mucosa intestinale ha tante piccole ripiegature subeguali, meno che in una porzione, nella quale forma due creste voluminose che sporgono nel lume dell' intestino, in modo da occupare la maggior parte della cavità tubulare (fig. 11 *cr cr*,).

L' inverdimento dell' intestino medio, come si vede nella fig. 1, comincia un poco più sopra del foro di comunicazione e si continua sempre eguale, fino all' ano. In tutto questo lungo percorso il verde riprende la tinta brillante che si scorgeva nei palpi e nelle branchie. Nelle creste il colore è più abbondante che nel rimanente della mucosa; ma la sua distribuzione è uguale a quella che abbiamo veduto negli epiteli esteriori. Nella parte apicale delle cellule epiteliali, un pochino al disotto della base delle ciglia vibratili, il protoplasma è uniformemente colorato in verde per breve tratto. In mezzo all' epitelio, e specialmente verso la base, cioè in vicinanza del sottostante connettivo, si trovano numerosi cumoli formati dalle solite granulazioni verdi. Si veda la fig. 12, che rappresenta un breve tratto di cresta dell' intestino circondante, e la fig. 13, che è un pezzo di mucosa

dello stesso intestino in un punto opposto alle creste. Ora, se noi facciamo astrazione dalla lunghezza delle cellule epiteliali, assai maggiore nell' intestino che non nelle mucose esteriori, dobbiamo riconoscere che la distribuzione della sostanza verde è identica tanto nell' epitelio intestinale che in quello dei palpi e delle lamelle branchiali. L' importanza di questa identità non sfuggirà certo al lettore.

Cellule di secrezione dell' intestino. Ho da riferire qui alcune osservazioni non prive d' interesse. Mentre nei palpi e nelle lamelle branchiali la forma delle cellule di secrezione è ovoide, subsferica, o, tutt' al più, fusiforme, qui troviamo caratteristica la forma a calice ed una ancor più diversa, che ho chiamato a clava. Malgrado la grande lunghezza che acquista l' epitelio nell' intestino, non è raro poter seguire tutta la cellula di secrezione, dalla parte basale dell' epitelio fino al limite colla cavità del tubo enterico. Talora la cellula di secrezione è sottile e priva di qualunque rigonfiamento in tutta la sua lunghezza; tal altra ha un lungo pedicello e solo nella parte distale s' allarga a calice o a clava. Il contenuto è formato da granuli molto trasparenti e sempre scolorati.

Mentre nelle branchie e nei palpi non ho potuto osservare il modo di formazione delle cellule di secrezione, qui nell' intestino ne ho seguito lo sviluppo dalla forma iniziale alla base dell' epitelio, fino a quando arrivano, completamente formate, a versare il loro contenuto nel cavo dell' intestino, accanto alle ciglia vibratili delle cellule epiteliali protoplasmatiche. Per la forma varia delle cellule di secrezione si vedano le fig. 12, 13, 14, 14bis. Nelle cellule giovani (*bg*, fig. 13) il contenuto dev' essere chimicamente diverso da quello degli elementi giunti a maturità; ed in questi ultimi si osservano delle differenze, nel modo di comportarsi colle sostanze coloranti, che devono corrispondere a differenze nell' attività funzionale. Si noti la grande somiglianza fra gli elementi giovani che ho figurati in *bg* della fig. 13 con quello indicato *b* della figura 5 della nota 4^{a} del Bizzozero (lav. citato).

Qual' è la prima origine di queste cellule caliciformi? Io escludo assolutamente l' opinione del Paneth (op. cit. pag. 185) secondo il quale »nach Entleerung des Secrets wird aus der Becherzelle wieder eine Epithelzelle«. E son d' accordo col Bizzozero che »le cellule mucipare e le protoplasmatiche sono due tipi cellulari perfettamente distinti l' uno dall' altro .... non ho mai visto niente che mi permettesse di ammettere che una cellula epiteliale adulta possa

trasformarsi in una mucipara o viceversa«. Dobbiamo ritenere che queste cellule si originino da elementi migranti, da leucociti? L' idea non sarebbe nuova del tutto, perchè il DAVIDOFF (87) credette vedere una »genetische Beziehung zwischen den Leucocyten und dem Epithel« (pag. 515). Ora non v' è dubbio per me che i suoi »Secundärkerne« dell' epitelio non sono altro che i nuclei degli amebociti; ma egli non ha davvero dimostrato, come pretenderebbe (pag. 510), che quei suoi nuclei secondari si trasformino nei nuclei primari (Primärkerne) dell' epitelio. Quanto a quest' ultimo mi associo invece all' idea del BIZZOZERO, che i nuovi elementi epiteliali cilindrici si formano dai nuclei basali (vedi le mie fig. 7 e 8), da quei nuclei, cioè, che si vedono tanto numerosi nella parte basale dell' epitelio; per quanto io, meno fortunato del BIZZOZERO, non sia mai riuscito a vederne in mitosi. Se non v' è nessuna ragione plausibile per trovare un legame fra i leucociti e gli elementi dell' epitelio cilindrico, ve ne sarebbe forse per trovarla fra i leucociti e le cellule caliciformi? Non lo credo. Recentemente lo CHATIN (96) ha creduto di vedere degli elementi speciali del connettivo grandi 50, 100 e fino 300 μ (!) muoversi (in dove? da dove?) per recarsi all' epitelio superficiale e trasformarsi in cellule di secrezione. Sarebbero questi elementi i fagociti. Ma non mi pare che le due note dello CHATIN abbiano maggiore attendibilità delle altre due che ho già criticate. Egli non merita d' esser preso in seria considerazione, e d' altra parte dimostrerò più avanti che la pretesa fagocitosi dei lamellibranchi è del tutto insussistente. Qui dirò soltanto che in più migliaia di sezioni di ogni parte del corpo dell' ostrica, da me esaminate, non m' è mai capitato di vedere un solo elemento che avesse le dimensioni supposte dallo CHATIN.

Nella mia seconda Nota (95) avevo detto che appunto in queste giovani cellule caliciformi, alle quali ho dato il nome di clave, arrivano gli amebociti per caricarsi delle granulazioni verdi. A scanso di equivoci, preciso qui che non intendo già che vi sia nessuna relazione morfologica fra i granuli delle cellule caliciformi e i granuli di sostanza verde. Vi è soltanto fra la cellula di secrezione e i cumoli di granulazioni verdi un rapporto topografico; e precisamente queste si raccolgono nello spazio lasciato dalla clava. Così pure, quando essa s' allunga per arrivare alla superfice dell' epitelio, lo spazio più facilmente permeabile, occupato fra una cellula epiteliale e l' altra dal filamento della cellula di secrezione, è la via preferita dei leucociti per internarsi nell' epitelio.

Fegato. Per terminare la rivista istologica della distribuzione del verde è importante esaminare questa glandula, ch' è ormai consuetudine di chiamare fegato, per quanto la parola non sia molto propria. Nel massimo dell' inverdimento il fegato, osservato dopo la fissazione e l' indurimento, mostra un distinto color verde, per quanto non così brillante come quello delle branchie e dell' intestino. All' esame delle sezioni si osserva che nelle cellule epatiche manca sempre e ovunque la sottile granulazione verde propria del protoplasma apicale delle cellule epiteliali degli organi e tessuti precedentemente descritti. Si scorgono invece nel fegato le distinte granulazioni simili a quelle che stanno alla base degli epiteli e dentro agli amebociti (vedi pag. 404). Queste granulazioni o sono ancora contenute nella cellula sanguigna, o sono, con questa, penetrate nell' interno della cellula epatica; tutte le forme di transizione fra i due stadi si possono vedere con molta facilità nell' esame di sezioni del fegato di ostriche verdi di Marennes.

Ma è di grande importanza studiare l'aspetto diverso che presentano le sezioni del fegato a seconda del diverso periodo d' inverdimento. Al principio, cioè nelle ostriche della prima metà di ottobre, mentre i soliti epiteli sono distintamente, sebbene non abbondantemente, verdi, il fegato fissato e indurito non si mostra colorato in verde, ma bensì in giallastro, ch' è la solita tinta assunta da quest' organo nelle ostriche ordinarie, dopo che l' azione dell' alcool ha disciolto le granulazioni intensamente colorate che danno al fegato fresco la colorazione giallo-rossiccia, che ha comunemente. All' esame microscopico non si scorge ancora una sola granulazione verde, dentro alle cellule epatiche, ma qua e là, sia nella cavità del lobulo epatico, sia, ancor più facilmente, nel connettivo esteriore, si possono vedere alcuni amebociti carichi di granulazioni verdi.

In un periodo d' inverdimento più avanzato una sezione del fegato ha l' aspetto rappresentato dalla figura 15. Gli amebociti con granulazioni verdi si scorgono facilmente, non soltanto nel connettivo e nel lume del lobulo epatico, ma anche proprio nell' interno delle cellule epatiche.

Nel massimo dell' inverdimento, dopo la fissazione e l' indurimento, tutto il fegato si presenta d' un colore verde marcatissimo. L' esame delle sezioni mostra che, oltre ai soliti amebociti carichi di granulazioni verdi, un gran numero di queste ultime riempie, si può dire, tutte le cellule epatiche. Ed è a questo periodo d' inverdimento che in alcuni punti si scorgono dei condotti epatici ripieni di

amebociti, il maggior numero dei quali contiene delle granulazioni verdi-giallastre; appunto uno di tali condotti è disegnato alla figura 16.

Devo osservare a proposito di questi ultimi ch' essi non devono essere confusi colle ramificazioni dei ciechi gastrici, che fanno comunicare lo stomaco col fegato. Infatti, mentre tali ciechi hanno una mucosa assai simile a quella della parete dello stomaco, cioè formata da cellule lunghe, sottili, cigliate, con nucleo ovoidale, ogni tanto inframmezzate da »Becherzellen« e col lume del tubo privo sempre di amebociti; i dotti epatici, invece, come quello della fig. 16, hanno la parete formata da cellule, un poco più brevi, ma simili del resto alle cellule dei lobuli epatici; cioè larghe, corte, senza ciglia, con un vistoso nucleo tondeggiante, e il lume di questi dotti epatici è occupato da numerosi amebociti. Si tratta dunque di due formazioni del tutto diverse e che non hanno fra loro rapporto alcuno.

Quando l' inverdimento è in diminuzione, se si esaminano ostriche già da lungo tempo tolte ai parchi di Marennes, si vedrà che il fegato è privo di amebociti carichi di granulazioni verdi, ma che nell' interno delle cellule epatiche si riconoscono numerose granulazioni d' un verde ingiallito, come si può scorgere nella fig. 17.

Amebociti. Nei vasi sanguigni è poco frequente trovare un amebocito carico di granulazioni verdi, ma talvolta se ne scorge uno o due in mezzo a molti altri scolorati; alla fig. 18 ho riprodotto la sezione di un' arteria del processo orale, nella quale si vede un amebocito con delle granulazioni verdi. Più frequenti, invece, sono gli amebociti, carichi di granuli verdi, alla base dell' epitelio, nel connettivo sottoepiteliale e in quello che sta fra mezzo ai lobuli epatici. Ho già detto che dentro certi condotti del fegato e nell' interno dei lobuli gli amebociti verdi sono straordinariamente numerosi.

L' esame istologico di tutti gli altri organi conferma l' esame macroscopico; in nessuno di essi, all' infuori cioè di quelli qui sopra specificatamente descritti, non si trova mai nè protoplasma cellulare di colore verde, nè granulazioni verdi, nè amebociti carichi di granuli verdi o col protoplasma inverdito. Osservazioni numerose, attente e ripetute in tutti i periodi dell' inverdimento, mi hanno persuaso con tutta certezza ch' esso è limitato agli organi e agli elementi di cui ho parlato in questo capitolo.

4. La causa dell' inverdimento.

Indicata la distribuzione della colorazione verde, è necessario occuparsi della causa dell' inverdimento.

Un terzo di secolo fa il COSTE (61) scriveva: »Les auteurs ne sont pas d'accord sur l'origine de ce principe colorant. Les uns prétendent que c'est le sol lui même qui le contient; d'autres que c'est un animalcule, *Vibrio ostrearius*, ou certaines algues qui le donnent; d'autres enfin l'attribuent à une sorte d'ictère, ou à une maladie du foie, dont la sécrétion surabondante teindrait en vert le parenchyme de l'appareil respiratoire des animaux influencés par le régime auquel on les soumet dans les claires.«

E dopo trentacinque anni noi siamo precisamente allo stesso punto! Tanto è difficile alla verità farsi strada anche nel campo della scienza; tanto essa è confusa cogli errori, che questi possono essere preferiti a quella!

Abbiamo già visto nel primo capitolo che tutti gli autori recenti hanno ammessa per dimostrata l' ipotesi antica, e dal PUYSÉGUR fatta sua, che l' inverdimento delle ostriche di Marennes è dovuto alla *Navicula fusiformis*, di cui esse nutronsi specialmente. Questo non è vero, come si può persuadersene dai seguenti esami, che riporto dai miei appunti:

6 dicembre. Apro un' ostrica appena arrivata da La Tremblade, e non ancora rimessa nell' acqua. Colorazione verde intensa e colla distribuzione nota. Esamino il contenuto dell' intestino: in quello terminale non trovo un solo guscio di *Navicula*, e la mucosa è verdissima; nel circondante alcune alghe e fra queste poche *Navicula*, mucosa molto verde; stomaco con parecchie alghe, fra le quali qualche *Navicula*, mucosa niente affatto verde; esofago e faringe mucosa verde, ma nessuna alga.

7 dicembre. Faccio l' esame di altre due ostriche; risultati identici a quello di ieri.

9 dicembre. Esamino l' ultima ostrica tenuta all' asciutto ed ancora vivente. Intestino terminale come al primo esame. Stomaco e intestino discendente scolorati come sempre e senza alghe. Il circondante non è verde, anzi, specialmente nella porzione inferiore (fra lo stomaco e il cuore), ha un colore leggermente giallastro. Nel contenuto numerosissime diatomee e fra queste è abbondante la *Navicula*!

28 dicembre. Nuovo arrivo di ostriche di Marennes, giunte direttamente, ripeto l' esame su di alcune, prima di rimetterle nell' acqua. In una, osservazioni identiche a quelle fatte il giorno 9 corrente; le altre come il primo esame del 6.

Mi pare che questi fatti sieno sufficenti per distruggere l' ipotesi della *Navicula*. Se non lo fossero, mi basterà ricordare il risultato

dell' esame istologico, esposto nel capitolo precedente. Come è conciliabile quell' ipotesi colla presenza del verde nella faringe, nell' esofago e nell' intestino terminale? Come si spiega la mancanza del verde nello stomaco, la parte anteriore (verso le branchie) del quale ha certo un epitelio assimilante? E, sovratutto, come si spiega il modo identico d' inverdimento tanto negli epiteli interni che in quelli esteriori?

Fu detto dal Puységur che le ostriche verdi levate dall' acqua dove vive la *Navicula* perdono subito il colore, e il Pelseneer l' ha confermato, anzi fissò a 36 ore la durata massima della colorazione. Tali asserzioni farebbero certamente ridere qualunque rivenditore d' ostriche, perchè sono assolutamente contrarie alla verità. Riporto anche qui alcuni dati del mio protocollo:

7 marzo 1894. Apro due ostriche arrivate il 20 febbraio, una è molto verde, l' altra pochissimo.

19 marzo. Apro altre quattro ostriche della stessa provenienza, una è verdissima, le altre tre poco, ma sempre in modo visibile.

17 aprile. Altre quattro della stessa provenienza, risultati identici.

3 giugno. Altre tre come sopra. Sono completamente scolorate. Trascorsero dall' arrivo cento giorni.

20 e 23 febbraio 1896. Apro cinque ostriche partite da Marennes il 24 dicembre e tenute in mare alla Spezia. Una è giallastra, le altre quattro distintamente verdi.

Si vede dunque che le ostriche verdi di Marennes, tenute in acque che non hanno la proprietà di dare l' inverdimento, si scolorano lentamente, tanto che il verde è visibile nel maggior numero dei casi, anche ad occhio nudo, dopo due mesi dall' arrivo.

Se questi elementarissimi fatti fossero stati notati una volta sola dagli osservatori che mi precedettero, essi si sarebbero risparmiati molti altri errori, nei quali caddero appunto perchè accettarono senza controllo le affermazioni del Puységur. Partiti dal preconcetto che il verde era assorbito colla *Navicula*, e vedendo inverdire i palpi e le branchie, supposero, senza far nessun esame per constatarlo, che la sostanza verde assimilata dall' apparato digerente fosse dannosa all' ostrica e perciò venisse eliminata attraverso l' epitelio dei palpi e delle lamine branchiali. Abbiamo visto che il Lankester e lo Chatin credettero le »Becherzellen« incaricate dell' escrezione, e che al primo autore nell' esaminare a fresco un pezzo di lamella capitò di vedere degli elementi uscire, carichi di granulazioni verdi, dall' epitelio e perdersi nell' acqua circostante. Il Lankester non riconobbe in tali elementi gli amebociti del sangue ed affermò ch' essi erano le cellule di secrezione diventate semoventi!

Il De Bruyne e il Pelseneer rilevarono l' errore in cui era caduto l' illustre professore di Oxford, ma ne commisero un altro, sostenendo che gli amebociti erano organi di escrezione ed anche dei fagociti. Anzi il De Bruyne (95) volle vedere in questa escrezione, spesso accompagnata da fagocitosi, un fenomeno tutt' altro che raro negli epiteli dei palpi e delle branchie dei lamellibranchi. Così è che, secondo tali idee, la colorazione verde delle ostriche di Marennes negli epiteli esteriori sarebbe dovuta all' accumularsi degli amebociti che, caricatisi nel sangue delle granulazioni verdi, cercano la via d' uscita, insinuandosi fra le cellule epiteliali e talvolta anche rodendone, mangiandone parecchie. È adunque necessario soffermarsi ad esaminare quanto c' è di vero in questa diapedesi escretoria, in questa pretesa fagocitosi. Io ho già sollevato altrove delle gravi obbiezioni alle vedute del De Bruyne, e farei a meno volentieri d' insistere su questo argomento se ciò non fosse necessario al mio assunto, specialmente per quel che dovrò dire più avanti circa l' ufficio degli amebociti nell' epitelio. E non è da trascurare anche la circostanza che tale supposta fagocitosi e tale supposta diapedesi escretoria, ritenute per vere dal De Bruyne, acquistarono credito nella scienza perchè ottenero l' approvazione del Lankester e del Pelseneer. Occorre quindi prendere in disamina le osservazioni del sullodato autore belga.

Nell' esame di un pezzo di epitelio, tagliato dalle branchie o dai palpi e messo subito sotto al microscopio, sarà capitato a chiunque di vedere degli amebociti uscire fuori dal tessuto e poi sperdersi nel liquido ambiente. Ma a nessuno venne in mente di dare importanza a tali osservazioni perchè era troppo elementare l' obbiezione che quel pezzo di tessuto si trovava in condizioni ben lontane da quelle normali all' organismo. Non fu di questa opinione il De B., che si compiacque a soffermarsi lungamente e a figurare tali fenomeni di patologia sperimentale, da lui reputati fisiologici. E reso accorto che tali procedimenti operatori non potevano venire accolti senza diffidenza, egli credette di farli accettare accompagnandoli da osservazioni fatte su pezzi di tessuto rapidamente uccisi e fissati, le quali confermavano i risultati cui era pervenuto coll' esame a fresco. Ma egli commise due gravi dimenticanze. Non si ricordò prima di tutto che negli epiteli da lui esaminati esistono le »Becherzellen«, alle quali aveva accennato nel principio del suo lavoro (pag. 10), anzi cadde nell' errore opposto a quello del Lankester, credendo che le cellule di secrezione descritte da quest' ultimo sieno dei »leucocytes

à boules (pag. 19)« e infatti nella tav. 2, fig. 9 e 10 disegna e nel testo, a pag. 26—27, descrive dei leucociti che sono invece delle vere cellule di secrezione. In secondo luogo il De Bruyne dimentica che i lamellibranchi possiedono dei nervi e dei muscoli, e che perciò devono soffrire delle gravi alterazioni, a cagione dello shock operatorio, se vengono amputati senza prima essere insensibilizzati sottoponendoli a narcosi profonda. Conseguenza della prima dimenticanza fu che il De Bruyne credette erosioni epiteliali le lacune lasciate dalle cellule di secrezione sgusciate dalle loro nicchie durante i maneggi operatori; conseguenza della seconda dimenticanza fu di prendere per un fenomeno normale la fuoruscita dei leucociti. Questa era invece una diapedesi sperimentale, dovuta alla pressione del liquido sanguigno, impedito al ritorno in seguito alla forte contrazione tetanica, provocata dall' amputazione. Gli amebociti, numerosi nell' epitelio (come dirò a suo tempo), subivano le conseguenze di questo aumento di pressione e trovavano facile la via all' uscita dall' epitelio, da una parte per la poca resistenza che questo presentava, non essendo più in condizioni normali, e dall' altra per le frequenti cavità lasciate dalle cellule di secrezione sgusciate durante i maneggi operatori.

Che così vadano le cose potrà persuadersene chiunque confrontando due sezioni di palpo o di lamella branchiale ottenute, una senza avere preparato il tessuto con tutte le precauzioni da me indicate nel capitolo secondo, e l' altra invece seguendole accuratamente. Mentre la prima sezione mostrerà sovente delle cavità intraepiteliali, e numerosi amebociti fuorusciti, la seconda avrà l' epitelio integro, salvo qualche cavità che rappresenta, senza dubbio, la nicchia di una corrispondente cellula di secrezione; e sarà ben raro scorgere qualche amebocito uscito dal tessuto, e in questo caso ci si persuaderà facilmente che trattasi di elementi esportati dalla superfice di sezione per opera del coltello o dei lavaggi fatti prima di chiudere la sezione. E specialmente nelle fette più spesse, e quindi più consistenti, sarà ben difficile scorgere un solo amebocito fuori dall' epitelio.

In conclusione, una distruzione cellulare per opera dei leucociti non esiste negli epiteli delle branchie e dei palpi, come ritengo non esistere in essi una diapedesi escretoria degli amebociti.

Del resto l' esame istologico, da me esposto nel capitolo precedente, distrugge, se mai vi fosse bisogno di altri argomenti, l' ipotesi del Pelseneer e del De Bruyne, accettata dal Lankester, che

l' inverdimento delle lamelle branchiali e dei palpi, nelle ostriche di Marennes, sia dovuto agli amebociti carichi di granulazioni verdi, che si preparano ad un esodo escretorio attraverso l' epitelio. Se così fosse bisognerebbe che la colorazione verde esistesse solo negli amebociti e non già nel protoplasma delle cellule epiteliali cilindriche, come sempre succede. Che se poi qualcuno volesse, per sostenere l' idea dell' escrezione, credere che l' amebocito cede la sostanza verde al protoplasma delle cellule epiteliali, risulterebbe ad ogni modo che la diapedesi non avrebbe ragione di essere.

Mi pare di avere dimostrato ad esuberanza che delle tre cause d' inverdimento, quella maggiormente accreditata, e che veniva riferita alla sostanza colorante della *Navicula*, va certamente esclusa.

Quanto ai risultati che ottenne il LANKESTER dall' esame spettroscopico della sostanza verde delle ostriche di Marennes e di quella che si trova nel protoplasma della *Navicula fusiformis*, e secondo i quali esisterebbe una perfetta identità fra le due materie coloranti, non ho nessuna difficoltà ad accettarli per buoni. Soltanto che, invece di credere che le ostriche inverdiscono perchè si nutrono della *Navicula*, dobbiamo ammettere che si colorano egualmente questa come quelle perchè il protoplasma della diatomea è capace di fabbricare la sostanza verde, al modo stesso che la fabbrica il protoplasma dell' epitelio dell' ostrica. I due fatti sono in correlazione, ma non già che l' uno sia l' effetto e l' altro la causa; come ho detto da principio, questo semplice e logico ragionamento era stato fatto molti anni or sono da un certo BRÉBISSON, citato dal PUYSÉGUR.

E siccome non v' ha dubbio che la sostanza verde è un composto organico differente da tutti quelli finora conosciuti, sia vegetali che animali, come hanno dimostrato in modo patente due chimici illustri, il DUMAS e il BERTHELOT, mi pare giusto accettare il nome che a quella sostanza volle dare il LANKESTER, e la chiamerò anch' io »marennina«.

Passiamo adesso alla seconda causa, la malattia di fegato, »l'ictère«, citata dal COSTE. Ammesso intanto che il verde si fabbrichi nei lobuli epatici la causa ci resterebbe egualmente inesplicabile, a meno che non ci si contenti di vane parole. Perchè s' è giusto parlare d' itterizia quando vediamo le sostanze della bile nella pelle di un uomo, che significato può avere tale parola quando si tratta delle ostriche verdi? L' HERDMAN (**96**) dice di aver visto delle ostriche Americane (*O. virginica*?) di color verde-giallastro col fegato istologicamente anormale, raggrinzito (shrunken)

e degenerato. Ma che vuol dire un' asserzione tale, quando non è accompagnata da nessuna spiegazione, da nessuna prova di fatto, che la sostenga? ed io credo ch' egli sarebbe imbarazzato seriamente se dovesse dirci che cosa intende per fegato istologicamente degenerato o anormale. Del rimanente è giusto ricordare che l' HERDMAN esclude, per le ostriche di Marennes, che si tratti di malattia[1].

Ma la migliore dimostrazione che il fegato non è la causa dell' inverdimento si ha dallo studio istologico delle ostriche verdi, esaminate quando principiano ad inverdire, quando sono molto verdi, quando cominciano a sverdire, e quando sono completamente scolorate.

Le ostriche di ottobre hanno già l' epitelio dei palpi, delle lamelle branchiali e dell' intestino di color verde, nei luoghi e nei modi ricordati nel capitolo precedente. Il fegato invece è completamente sprovvisto di colorazione verde; e tutto al più si riesce a scorgere qualche amebocito con granulazioni verdi nel connettivo che sta framezzo ai lobuli epatici, e raramente nella cavità del lobulo. In un periodo più avanzato gli amebociti con granulazioni verdi sono più abbondanti, tanto nel connettivo che nel lume del lobulo; inoltre qualche amebocito si vede già penetrato nell' interno della cellula epatica. Questa seconda fase è rappresentata dalla figura 15. Più innanzi, quando l' inverdimento comincia a decrescere ma si scorge ancora visibilmente nei soliti epiteli, non è raro trovare amebociti, dappresso o dentro ai lobuli, con granulazioni verdi; però dove esse sono straordinariamente abbondanti è nell' interno della cellula epatica, e si deve notare anche la circostanza che il colore verde è più smorto, quasi giallastro. È questo terzo periodo quello che è dato dalla figura 17. Più tardi, quando le ostriche verdi mancano da lungo tempo da Marennes e che sono già completamente, o quasi,

---

[1] Dell' HERDMAN devo rilevare un' altra cosa. Nel lavoro citato (pag. 15 dell' estratto) scrive: »One author, however, CARAZZI, considers that the macroblasts are surface cells, which are taking up substances from without for purposes of nutrition« ecc. ecc.

Ora nella mia lettera alla »Nature« (Vol. 52 n. 1357) si legge: his gland-cells (del LANKESTER) are the Becherzellen ... which are inside the branchial epithelium, and not on its surface ... the gland-cells are never green! ... the green colouration is merely due to a true assimilation of nutritive substance, which takes place through the agency of the epithelium ecc. ecc. — Se l' HERDMAN capisce alla rovescia quando si scrive nella sua lingua, che cosa farà dire mai agli autori stranieri quando scrivono nella propria?

sverdite negli epitelî, mostrano il fegato senza amebociti verdi, ma con delle granulazioni giallastre dentro alla cellula epatica. E non può sorgere dubbio che queste ultime non sieno altro che una modificazione ulteriore di quelle verdi e verdi-giallastre che esistevano nelle fasi surricordate dell' inverdimento.

Questi fatti certi e indiscutibili, osservati ripetutamente, escludono senz' altro anche la seconda causa. Non è vero, dunque, che le ostriche inverdiscano per uno speciale funzionamento o malattia del fegato.

Rimane, per esclusione, la terza causa, cioè che l'inverdimento dipenda da una speciale proprietà del fondo dei parchi e delle »claires« vicini alle rive della Seudre, e nei quali le ostriche sono tenute a soggiornare per qualche tempo.

Che questa non fosse una supposizione senza fondamento risulta già da quello che scriveva il Coste e che, come tante altre cose, sfuggì ai miei predecessori. Riporto qui le sue precise parole: »De ces trois opinions, celle qui attribue à la nature du sol le pouvoir de verdir semblerait la plus conforme au véritable état des choses. C'est du moins, ce que tendent à établir, d'une part, l'analyse comparative des terres prises dans les claires qui verdissent et dans celles qui n'ont pas cette propriété, et, de l'autre, les expériences de la Commission de pisciculture de La Rochelle. Ces expériences prouvent que les marnes bleues-verdâtres ont, comme le territoire de Marennes et au même degré, la proprieté de colorer les huîtres; en sorte que, d'après les résultats que cette commission a obtenus dans les bassins artificiels où elle poursuit ses essais, on serait en droit de conclure que, partout où l'on pourra organiser, sur nos côtes, des réservoirs argileux semblables à ceux dont je parle, on réussira à créer la même industrie que sur le litoral de l'anse de la Seudre« (pag. 118).

E dopo letta quest' ultima frase e la lunga nota nella quale il Berthelot comunica al Coste i risultati della sua analisi chimica della sostanza verde[1], verrebbe quasi voglia di chiedersi: Ma che il Puységur abbia tirata fuori la storiella della *Navicula* per mettere fuori di strada apposta chi avrebbe potuto fare concorrenza all' industria delle rive della Seudre? La burla sarebbe davvero ben riu-

[1] Di quella nota riporto almeno due righe: »Chauffée au rouge et incinérée, puis traitée par une goutte d'HCl dilué, elle [la materia verde] a précipité en bleu le prussiate de potasse, ce qui indique la présence d'une proportion sensible de fer dans les tissus incinérés«.

scita, s' essa potè far dire tanti grossi errori anche a naturalisti illustri!

Del resto, dopo le ricordate osservazioni, altre recenti e non meno importanti furono pubblicate nel 1894 da due chimici francesi Ad. Muntz et A. Chatin[1]. Riportati i dati dell' analisi del Berthelot, i due autori osservano non esserci alcun rapporto di composizione fra il verde delle ostriche e la clorofilla delle piante, come pure colle diverse altre specie di materia colorante conosciuta, tanto di animali che di vegetali. E giustamente rilevano che questa conclusione riduce a niente l' opinione secondo la quale la viridità delle ostriche sarebbe dovuta al semplice assorbimento di alghe verdi o ad una malattia del fegato.

Nell' analisi del fango secco dei parchi o »claires« di Marennes, a febbraio, essi trovarono 77,8 per mille di sesquiossido di ferro. Ora è da notare che durante l' estate il fondo dei parchi è tenuto all' asciutto, esposto all' azione dell' ossigeno e della luce, e quindi si compie una ossidazione della superfice del terreno (questo viene anche zappato) e la conseguente trasformazione del solfuro e del protossido di ferro, contenuto nelle argille che costituiscono il terreno dei parchi, in sesquiossido ed anche in solfato di ferro. Infatti alla fine del »parage«[2], cioè al tempo in cui verrà messa nuovamente l'acqua nei parchi, il fango, primitivamente di color nero, s' è trasformato in fango ocraceo.

I due chimici passarono in seguito all' analisi delle ostriche e studiarono comparativamente la quantità di ferro delle branchie e del rimanente del corpo; questo confronto non poteva avere molta importanza per essi, anzi lascia dubbioso assai il lettore che pensa all' inverdimento come ad un fenomeno che si specializza nelle branchie. Ma quelle cifre sono evidenti per me che ho dimostrato quanta parte di pigmento verde si trovi nell' intestino e nel fegato. Un altro dato oscuro per i due chimici, ma di una ben facile spiegazione per me, è questo: in ostriche non verdi, di Cancal e delle Sables d' Olonne, essi trovarono una quantità di ferro maggiore di quella contenuta nelle ostriche verdissime di Marennes del mese di febbraio. Si vedrà nel capitolo seguente la ragione di questo fatto[3].

---

[1] Da non confondersi con Jean o Joannes Chatin.

[2] I preparativi che si fanno alle »claires« nei mesi estivi costituiscono, secondo l' espressione degli ostricultori della Seudre, il »parage du sol«.

[3] Copio dagli autori succitati queste due tabelle:

Se si tien conto che gli ostricultori della Seudre, per ottenere l'inverdimento delle ostriche, cambiano l' acqua delle »claires« molto raramente[1], noi abbiamo ben chiara la spiegazione del fenomeno. Le ostriche immesse nei fondi di Marennes formano, coll' attività del protoplasma delle cellule epiteliali, una sostanza pigmentata, che, in quel caso speciale, prende il colore verde perchè nell' acqua si trovano disciolti diversi composti, fra i quali ha certo una notevole (ma non esclusiva) importanza il sesquiossido e forse anche il solfato di ferro. L' inverdimento continua, anzi si accentua sempre più, finchè il liquido è sempre lo stesso e finchè i principi minerali, disciolti in quell' acqua, non sono stati consumati dagli animali che vi stanno immersi per inverdire e che sono sostituiti da altri ogni dieci o quindici giorni. Ma col finire dell' inverno quei principi solubili e assimilabili sono esauriti ed allora cessa l' inverdimento. È necessario asciugare i parchi, lasciarli per alcuni mesi esposti al forte calore del sole, che secca e fa screpolare il fango, ed all' azione prolungata dell' ossigeno, aiutata anche dalla zappatura, perchè nuove quantità di protossido e di solfuro di ferro vengano trasformate, per ossidazione, in sesquiossido e solfato di ferro.

E non solo per conseguenza logica dell' esame dei fatti che ho esposti, e per la necessaria esclusione delle altre due pretese cause, noi dobbiamo concludere che l' inverdimento è dovuto alla speciale qualità del fondo dei parchi di Marennes, ma anche, e sopratutto, perchè soltanto con questa causa s'accordano i risultati dell' esame istologico esposti nel terzo capitolo, risultati incompatibili colla supposizione della *Navicula* o della malattia di fegato.

Analisi del Ferro nelle ostriche

Marennnes (a febbraio)	ferro	%	nelle	branchie	gr. 0,07,	nel	resto	del	corpo	0,032
Cancale (a febbraio)	»	»	»	»	» 0,038	»	»	»	»	0,024
Cancale (a maggio)	»	»	»	»	» 0,08	»	»	»	»	0,047
Arcachon (a maggio)	»	»	»	»	» 0,06	»	»	»	»	0,035
Sables-d' Olonne (aprile)	»	»	»	»	» 0,08	»	»	»	»	0,04

Marennes verdissime,	ferro	%	nelle	branchie	gr.	0,0702
Arcachon debolmente verdi	.	.	.	.	.	»	0,0625
Cancal, bianchissime (febbraio)	.	.	.	.	.	»	0,0379
Cancal, bruno verdi (maggio)	.	.	.	.	.	»	0,0804
Sables-d' Olonne, verde bruno scuro	.	.	.			»	0,0833

[1] »Celles qui se trouvent aux distances les plus favorables boivent deux ou trois jours avant et autant après les grandes marées ... l'eau ne s'y renouvelle jamais entièrement, ou, si ce complet renouvellement a lieu, ce n'est qu'à d'assez grands intervalles.« (COSTE, op. cit. pag. 110.)

A chi m' incolpasse di aver trascurato i metodi microchimici per l'indagine dei metalli contenuti nella marennina, farò osservare che in questo caso si tratta di un composto organico, e non già d'un semplice sale del ferro (sia con un acido organico che con uno inorganico). E mi permetto di aggiungere che i risultati ottenuti recentemente da qualche autore, nell' investigazione del ferro nei composti organici, sono assai discutibili. E richiamo a questo proposito l' attenzione del lettore sulle meditate dichiarazioni esposte dal Bunge nella sesta lezione del suo »Trattato di Chimica fisiologica«. Interessanti ricerche biologiche, per controllo delle mie osservazioni, potrebbe fare con facilità chi risiedesse a Marennes, o per lo meno sulle coste vicine.

A me rimane adesso da esaminare quale sia il significato fisiologico della marennina, e vedere per quanto è possibile, in qual modo essa, dopo essere stata fabbriccata dal protoplasma della cellula epiteliare, venga assunta dall' amebocito, per poter essere trasportata al fegato.

5. Gli amebociti, loro relazioni colla marennina; significato fisiologico di questa.

Che il pigmento verde sia fabbricato dal protoplasma delle cellule epiteliari cilindriche dell' intestino, dei palpi, delle branchie e, talora, anche del mantello, non può esser più messo in dubbio; che gli amebociti trasportino la marennina dalle mucose al fegato, risulta del pari in modo evidente. Sarebbe certamente di grande interesse poter conoscere in qual maniera si compie il fatto intimo del passaggio dalla cellula epiteliale all' elemento sanguigno, ma in gran parte tale ricerca non ho potuto fare in modo soddisfacente; tuttavia non è senza importanza prender nota di alcuni fatti che ho constatati intorno a questo argomento.

Amebociti. La mia attenzione doveva specialmente rivolgersi a questi elementi, tanto importanti, ma tuttora poco studiati; infatti ricerche di qualche interesse sugli amebociti dei molluschi non abbiamo all' infuori di quelle del Cattaneo (**89, 91**), del Griesbach (**91**), del Cuénot (**91**) e del Knoll (**93**). Ai due primi e all' ultimo si devono specialmente ricerche di morfologia, mentre il Cuénot s'occupa di preferenza dell' importanza funzionale del sangue e delle glandule da cui traggono origine le sue cellule.

Al Cattaneo spetta il merito della distinzione fra gli ame-

bociti osservati in buone condizioni di vita, cioè appena levati dal sangue, e quelli alterati e che da molti osservatori erano stati descritti come normali. Basta un solo minuto primo perchè gli amebociti perdano la loro forma ed emettano i sottili ed affilati prolungamenti sarcodici, ben diversi dai veri pseudopodi (più scarsi, di solito tozzi, ed anche quando allungati, colla parte terminale non già appuntita ma clavata). Dove non convengo pienamente col CATTANEO è nel ritenere che la forma globulare dell' amebocito sia già un segno di regressione. Secondo me questa comincerebbe soltanto coll' emissione dei processi sarcodici. Del resto nel suo secondo lavoro il CATTANEO ammette che la forma ovale o globulare senza pseudopodi può essere normale (pag. 36). Negli esami a fresco del sangue contenuto nel cuore di ostrica, fatto colla maggiore rapidità possibile, ho visto amebociti tondeggianti e talvolta con brevi pseudopodi. Solo più tardi compaiono le estrusioni sarcodiche. All' esame delle sezioni, nei pezzi preparati senza prima sottoporre l' animale all' anestesia, ho visto sovente dei leucociti con prolungamenti sarcodici ed altri tondeggianti. Nei pezzi di animali anestesizzati gli amebociti sono o tondeggianti o con brevi e tozzi pseudopodi. Le solite dimensioni sono da 12 a 15 μ[1].

Un fatto che ho constatato nell' esame delle sezioni (preparate colle avvertenze tante volte indicate) e che ritengo non ancora conosciuto[2], è il duplice aspetto assunto dagli amebociti. Non intendo parlare del contenuto diverso del loro protoplasma, dovuto alla presenza di granulazioni provenienti da sostanze estranee; errarono certamente i non pochi osservatori che, basandosi su quelle differenze di contenuto, vollero classificare gli amebociti in diverse categorie, mentre morfologicamente l' amebocito è sempre uno, ed è priva di qualunque importanza una differenziazione basata sulla diversità del materiale estraneo assunto dal protoplasma cellulare. Ma io voglio riferirmi ad una

---

[1] In una breve nota il CATTANEO (**92**) riferisce l' osservazione seguente. Una *Glomeris* ed una *Helix* in letargo avevano gli amebociti di forma globulare, o tutto al più con una o due ottuse e brevi protuberanze e col corpo cellulare foggiato a callotta o a disco. Negli stessi animali, osservati durante la buona stagione, gli amebociti erano o con lunghi e ramificati pseudopodi (*Helix*), o arrotondati, con uno, due brevi pseudopodi (*Glomeris*), e tutti sempre col corpo cellulare sferico globulare. Sarebbe da vedere se fra il letargo e l' anestesia provocata vi fossero dei rapporti.

[2] Il MAZZARELLI (Monografia delle Aplysiidae, Napoli 1893), dice a pag. 96: »Gli amebociti sono di forma tondeggiante e di due sorta: grandi e piccoli«. In fatti nella tav. 4, fig. 7 ne figura uno più grande e due più piccoli; ma non ne fa altrimenti parola.

duplicità costante nell' aspetto dell' amebocito indipendente dalle sostanze estranee, e che presenta anche tutte le forme intermedie da un aspetto all'altro, sì che ne concludo che a quella duplicità corrisponde un diverso atteggiamento funzionale. Già nella figura 3 in *a* e *a,* sono rappresentati i due aspetti dell' amebocito, ed essi possono scorgersi meglio, ad un ingrandimento doppio, nella fig. 20. Nel primo aspetto (*a*) l' elemento presenta un jaloplasma più denso e sottilmente granuloso, il nucleo ha la figura dei soliti nuclei in riposo, cioè colla membrana nucleare distintamente visibile e colla sostanza cromatica sparsa a piccoli tratti nel carioplasma. Nel secondo aspetto (*a,*) l' elemento appare anche, di solito, rimpicciolito, ma i caratteri essenziali che lo distinguono facilmente sono: la tenuità, la perfetta omogeneità del jaloplasma e la contrazione del nucleo, che resta intensamente ed uniformemente colorato, senza distinzione di membrana nucleare e di filamenti cromatici. Molto spesso il jaloplasma intorno al nucleo è così trasparente che forma come un alone chiaro che va sfumando verso il protoplasma più esterno. La prima volta che avvertii questa duplicità fu nell' esame di una sezione colorata colla safranina, ed era ovvio il dubbio che si trattasse di un effetto della colorazione, la quale si sa che agisce in modo capriccioso[1]; ma ho potuto constatare che tale diversità si scorge bene anche nelle sezioni colorate coll' emallume, ed ancor meglio in quelle in cui all' emallume era fatta seguire l' eosina. In queste ultime l' amebocito dell' aspetto *a* presenta il jaloplasma leggermente colorato anch' esso dall' emallume, e niente dall' eosina; nell' aspetto *a,* questa tinta colora sensibilmente il protoplasma cellulare, in mezzo al quale spicca l' azzurro intenso del nucleo. Anche l' emallume seguito da safranina, o il solo carmallume, mantengono la distinzione fra i due tipi; la differenza dei nuclei è poi costante e manifesta con tutte le sostanze coloranti adoperate.

Un secondo dubbio si presenta, che la diversità d' aspetto sia un risultato del fissativo, perchè le sezioni di cui ho parlato finora erano ottenute soltanto da pezzi di ostrica fissate col liq. del Gilson. Ma le stesse differenze ho riscontrato negli amebociti di pezzi di branchia fissati col liq. dell' Hermann o del Flemming. Anzi nei miei appunti del 1893 trovo un disegno di un pezzo di lamella

---

[1] Del rimanente dire che l' azione della safranina è capricciosa, non è che una frase fatta per nascondere la nostra ignoranza, e che può fare il paio colla solita espressione: l' eccezione conferma la regola!

branchiale fissata col liq. dell' HERMANN, e in una lacuna vedo raffigurati due amebociti coi due aspetti diversi del nucleo; e si noti ch' io allora non mi occupavo degli elementi del sangue, ma soltanto della struttura delle branchie.

Anche, si potrebbe obbiettare che i due aspetti dipendano dall' azione del rasoio, il quale taglia a punti di spessore diverso, o non taglia del tutto, il corpo dell' amebocito. Ma, evidentemente, in questo caso al nucleo più chiaro dovrebbe corrispondere il jaloplasma più chiaro e, viceversa, al nucleo più scuro il jaloplasma più denso. Invece, come abbiamo visto, i rapporti sono inversi.

Sembrami dunque di poter concludere che due sono gli aspetti normali dell' amebocito, ai quali corrisponde una diversità funzionale, ma non una differenza morfologica; infatti, se si volesse ammettere quest' ultima non si potrebbe spiegare l' esistenza di tutti gli stadi di transizione dal primo al secondo aspetto.

La seconda fase funzionale dell' amebocito (a_1) richiama alla memoria l' aspetto del nucleo in divisione iniziale. Che i nuclei degli amebociti si dividano anche nei molluschi non può più essere messo in dubbio. L' APÁTHY (87) l' aveva osservato per il primo nelle najadi e il CATTANEO nei cefalopodi, ed è strano che lo neghi recisamente il GRIESBACH nei lamellibranchi. »Ich habe,« egli dice, »in den Leucocyten der Acephalen, welche dem Herzen lebenskräftiger Thiere entstammten, weder eine directe Theilung oder eine Fragmentirung im Sinne ARNOLD's, noch eine mitotische Kerntheilung, wie sie APÁTHY gesehen haben will, wahrzunehmen vermocht (pag. 77)«. Anche il CUÉNOT, che nel suo precedente lavoro parlando dei leucociti dei vertebrati aveva almeno ammessa »une scission accidentelle du noyau«, nella sua più recente pubblicazione (91), nelle conclusioni generali, scrive: »je ne crois pas que les amibocytes puissent jamais se reproduire par division, comme le pensent LÖWIT et d'autres auteurs (pag. 655)«. Ma al CUÉNOT non è sfuggita la frammentazione del nucleo, ch' egli interpreta come indizio della degenerazione, della morte dell' elemento. Più recentemente il KNOLL figura parecchi amebociti coi nuclei in divisione diretta, la quale egli ammette con una certa esitanza. »An den letzteren [figure] dürfte wohl zur Genüge ersichtlich sein, dass es sich hier in der That um directe, amitotische Theilung der Kerne handelt (pag. 465).« Del resto anche il CATTANEO (91) nelle conclusioni del suo lavoro dichiara, »che la forma di divisione nucleare per frammentazione si appalesa come una

modalità di divisione secondaria o regredita . . . quasi una ripetizione atavica di un processo che non può giungere alla sua completa esplicazione (pag. 45)«. La divisione indiretta non è stata osservata negli amebociti dei molluschi, ad eccezione dell' Apáthy, ed oltre che dal Griesbach è negata anche dal Knoll (pag. 450).

Come si scorge da questo breve cenno, la questione è intricata; e lo è del rimanente tutta la questione dell' amitosi[1]. E neanche i maestri della citologia sono d' accordo, anzi dopo i due lavori del Flemming (91) e del Löwit, nei quali il primo conclude che i leucociti dei vertebrati si dividono tanto per mitosi che per amitosi, e il secondo nega violentemente la prima, accettando soltanto la seconda, il campo è diviso in due parti. E i più col Flemming, il vom Rath ecc., ammettono che la divisione diretta sia un segno di degenerazione cellulare. Ma, s' io non mi sbaglio, ogni anno che passa toglie forza sempre più a codesta maniera di vedere. E dopo il Löwit, il Frenzel, il Verson e più recentemente il Meves, il Preusse ecc. (senza parlare dei botanici, anch' essi ormai numerosi), son ben molti gli osservatori che riconoscono nell' amitosi un modo di divisione molto diffuso, avente anch' esso lo scopo di riprodurre la cellula e capace di ripetersi numerose volte.

Per quel che riguarda gli amebociti delle ostriche io ho riscontrato molto frequente la divisione diretta nucleare, i nuclei doppi e le forme anulari già descritte dagli autori. Alcuni di questi amebociti, col nucleo in divisione o già diviso ho rappresentato nella fig. 19. Quale significato ha questa divisione? Se si tien conto che non ho mai potuto constatare con certezza che la divisione del nucleo fosse seguita da quella della cellula, si dovrebbe intendere che, piuttosto d' una vera divisione, trattasi di una frammentazione nucleare, come la chiamò l' Arnold. Sembrerebbe quindi ch' essa, secondo le opinioni già citate del Cattaneo, del Cuénot, del Flemming, del vom Rath ecc., non debba significare altro che una degenerazione cellulare, un segno certo della morte della cellula.

Ma i risultati delle mie osservazioni si oppongono decisamente a questo modo di vedere, ed io son persuaso che la frammentazione nucleare degli amebociti è anch' essa un atteggiamento funzionale della cellula, anzi costituisce il fatto essenziale dell' assunzione della sostanza assorbita o,

---

[1] Vedi i riassunti annuali del Flemming in: Ergebnisse f. Anatomie und Entwick. fino al principio del 1895.

per dir meglio, fabbricata dal protoplasma della cellula epiteliale cilindrica. E mi sovviene a questo punto una frase molto significativa del VOM RATH (95): »Amitose tritt hauptsächlich in Zellen auf, die in Folge besonderer Specialisirung einer intensiveren Assimilation, Secretion oder Excretion vorstehen« (pag. 19—20[1]).

Nelle ostriche verdi gli amebociti arrivano nel connettivo sottoepiteliale delle mucose esterne e di quelle delle vie digerenti, penetrano numerosi anche nelle ultime lacune dei segmenti branchiali. Qui assumono il secondo aspetto, quello che ho chiamato di attività funzionale (a_f), e penetrano dentro all' epitelio, non solo fra cellula e cellula, ma anche nell' interno di esse. Che gli amebociti abbondino negli epiteli funzionali si scorge dall' esame di quasi tutte le figure che accompagnano il presente lavoro; ch' essi vadano fra cellula e cellula non solo, ma penetrino anche dentro al protoplasma cellulare, come già da tempo aveva sostenuto il DAVIDOFF, è cosa certa per me, e si vede nelle figure 7bis e 8. Ora è appunto negli amebociti penetrati molto avanti nell' epitelio che si trovano numerosi i nuclei in divisione o in frammentazione. Chi difende l' ipotesi della degenerazione dirà che ciò succede perchè qui nell' epitelio gli elementi invecchiati del sangue vanno appunto a finire; ma questa supposizione non s' accorda con quel che risulta evidentemente dalle mie ricerche, cioè che gli amebociti si recano nell' epitelio per assumere la marennina, che poi trasportano al fegato.

Si tenga conto di un altro fatto. Accanto alle granulazioni verdi della base dell' epitelio si trovano sempre dei nuclei o, meglio, dei frammenti di nuclei, che indubbiamente appartengono ad amebociti (vedi le figure 3, 7, 12 e specialmente la fig. 8). Nelle sezioni molto

---

[1] Veramente quell' espressione del VOM RATH si trova in un suo precedente lavoro del 1893 (Beitr. z. Kennt. der Spermatogenese von *Salamandra maculosa*. in: Zeit. Wiss. Z. 57. Bd. pag. 147), ma è riportata e confermata nel lavoro citato.

Devo anche ricordare che un lontano accenno a questa mia ipotesi si trova adombrato nel FLEMMING (91); infatti a pag. 291 egli dice: »Fragmentirung des Kerns, mit oder ohne nachfolgende Theilung der Zelle, ist überhaupt in den Geweben der Wirbelthiere ein Vorgang, der nicht zur physiologischen Vermehrung und Neulieferung von Zellen führt, sondern wo er vorkommt, entweder eine Entartung oder Aberration darstellt, oder vielleicht in manchen Fällen (Bildung mehrkerniger Zellen durch Fragmentirung) durch Vergrößerung der Kernperipherie dem cellulären Stoffwechsel zu dienen hat«. E in nota il FLEMMING aggiunge che quest' ultima riflessione l' ha presa da un lavoro del CHUN (Über die Bedeutung der directen Kerntheilung, Königsberg 1891), ch' io non ho potuto vedere.

sottili non sempre si scorge il nucleo che accompagna le granulazioni verdi, ma lo si vedrà in un punto perfettamente corrispondente della sezione che precede o che segue a quella che n' è priva. Nelle sezioni più spesse (da 7 μ in su) il nucleo non manca mai. In qual modo dalla sostanza verde, diffusa nella parte apicale del protoplasma della cellula epiteliare, si passi alla forma di granuli verdi ben distinti ed accompagnati da nuclei di amebociti, io non posso dire; e si capisce che un fatto così intimo di meccanica e di chimica citologica non sia di facile constatazione. Certo è che dopo la loro formazione i granuli verdi vengono raccolti dagli amebociti, per essere trasportati nel connettivo sottostante, o nelle lacune sanguigne; nè in queste, nè in quello si vedono mai granulazioni verdi che non sieno inglobate da un vero e proprio amebocito. Si è esso ricostituito dai frammenti nucleari? Anche questo punto difficile rimane finora oscuro per me; ricordo soltanto che l' amebocito carico di granulazioni verdi e che è già uscito dall' epitelio per tornare nel connettivo o nella lacuna sanguigna, ha il nucleo coll' aspetto di riposo (*a*). Devo aggiungere che alcune volte l' amebocito carico di granulazioni verdi ha delle dimensioni maggiori (qualche volta sensibilmente maggiori) delle ordinarie; ciò che si vede bene nella figura 12. Si potrebbe da questa osservazione trarre la conseguenza che l' amebocito si riforma da una specie di sincizio dei frammenti nucleari? Si spiegherebbe così la formazione dei megacariociti notati da molti osservatori?

Significato fisiologico della marennina. Risultato delle mie ricerche, e che non mi pare privo d' importanza, è che il protoplasma di tutte le cellule epiteliali, sia delle mucose esterne che di quelle interne (escluse quelle cellule che sono adibite a funzioni speciali secretorie, sensorie, pigmentarie) ha la capacità di fabbricare sostanze che verranno utilizzate dall' organismo. Non sono dunque soltanto le cellule assorbenti dell' intestino e dello stomaco che possedono questa capacità assimilatrice; ma essa è posseduta in grado eminente anche dall' epitelio branchiale, da quello dei palpi, della faringe, dell' esofago e persino delle cellule epiteliari del mantello, coll' eccezione già fatta. Gli elementi necessari per fabbricare la marennina vengono tolti dal liquido ambiente, e, per una speciale attività del protoplasma delle cellule epiteliari, elaborati in modo da ottenere la sostanza verde. Succederebbe qui qualche cosa di simile a quel che avviene nelle cellule della mucosa intestinale dei vertebrati nell' assunzione del grasso.

Il quale, contrariamente a quel che sostennero Ranvier, Heidenhain ed altri, verrebbe elaborato dall' attività del protoplasma cellulare, che prenderebbe dal chilo gli elementi (acidi grassi, glicerina) necessari. E rammento di proposito questa somiglianza di risultati, perchè rimasi colpito dall' aspetto delle cellule figurate dal Gruenhagen (87) confrontate con quelle degli epiteli da me studiati[1].

Ma quale è lo scopo della marennina, quale ufficio compie essa nell' organismo dell' ostrica? Dal protoplasma epiteliare passa sotto forma di granuli nell' interno degli amebociti e da questi viene trasportata al fegato. La si ritrova nell' interno delle cellule epatiche; anzi qui subisce certo qualche modificazione. Scompare essa, vien del tutto disciolta nel parenchima epatico, oppure viene utilizzata in parte, ed in parte ripresa dagli amebociti per venire trasportata nella glandula periauriculare? Io non sono ancora in grado di deciderlo.

Quanto all' ufficio della marennina abbiamo due ipotesi: o si tratta di un pigmento respiratorio o di un vero alimento. La prima è seducente, specialmente tenendo conto che la marennina contiene del ferro, questo energico trasportatore dell' ossigeno, tanto nel mondo inorganico che nell' organico; si aggiunga che quella sostanza contiene probabilmente dello zolfo, compagno minore del ferro quale veicolo dell' ossigeno. Starebbe contro l' ipotesi del pigmento respiratorio la differenza di quel che accade della sostanza corrispondente dei vertebrati, l' emoglobina, la quale viene continuamente ricostruita nell' organismo all' incirca collo stesso ferro, mentre la marennina si forma continuamente ex novo negli epiteli a contatto col liquido esterno. E le sta contro anche la non infondata supposizione che farò più avanti sull' ufficio degli amebociti. Per queste ragioni opinerei piuttosto che la marennina sia un vero alimento; ma per esserne certi bisognerebbe conoscere meglio l' istologia dell' apparato digerente, del fegato e delle glandole escretorie nei lamellibranchi e molto di più bisognerebbe conoscere la fisiologia di quegli organi, la quale, malgrado numerosi lavori, è assai poco progredita[2]. Specialmente importante sarebbe conoscere

---

[1] Si confronti colle mie figure la figura 1 tav. 7 della memoria del Gruenhagen. Mi dispiace di non aver potuto prender visione del più recente lavoro del Nicolas su questo stesso argomento, ma so che arriva alle stesse conclusioni del Gruenhagen.

[2] Sull' istologia degli organi escretori abbiamo molte ricerche, ma tutt' altro che sufficenti. Sull' apparato digerente quasi niente, se ne togli alcune buone contenute in un vecchio lavoro del Sabatier (Etudes sur la Moule commune,

i rapporti reciproci che passano fra il fegato e gli organi escretori propriamente detti. Certo che la vecchia opinione, del Fredericq e di altri, di considerare il fegato come una glandula di secrezione, anzi, come fecero certuni, paragonarla al pancreas, non regge. C. Saint-Hilaire (93), più eclettico, accorderebbe al fegato da una parte un' azione escretoria, dall' altra secretoria e forse anche di riassorbimento. Noto ch' egli dice espressamente: »Les pigments qui se trouvent dans les cellules du foie, d' après mes observations proviennent des pigments des aliments (pag. 116)«. Come s' è visto, dalle mie osservazioni risulta certamente che il fegato compie un ufficio di assorbimento, supposto dubitativamente dall' autore russo; nel rimanente il mio giudizio sarebbe prematuro, ma non mi parrebbe esatto considerarla, come tanti fecero, una glandula escretoria, e soltanto la crederei in piccola parte secretoria[1].

Un' obbiezione che non può non essersi presentata alla mente del lettore è la seguente: ma perchè dare l' importanza di pigmento respiratorio o di alimento ad una sostanza che non si trova altro che nelle ostriche della riva della Seudre e per qualche mese all' anno? Se la marennina dovesse compiere così importanti uffici, come son quelli che le attribuisco, non dovrebbe essa esser sempre presente nelle ostriche tutte?

La risposta è semplice: fra le ostriche di Marennes e quelle di fondo delle altre località non v' è differenza che nel colore, ma del rimanente il pigmento speciale esiste sempre e colla stessa distribuzione, come la marennina nelle ostriche della Seudre. Nel marzo dell' anno scorso (1895), appena mi convinsi che il fenomeno dell' inverdimento era una vera e propria assimilazione, presi un' ostrica, tenuta a vivere da molti mesi sul fondo di un vivaio del Golfo della Spezia, e la preparai nei modi consueti. All' esame delle sezioni, nei palpi, nell' esofago, nell' intestino, nel fegato, inglobato sotto forma di granuli dagli amebociti, trovai un pigmento di color giallo facilmente

1875) che insieme a grossolani errori contiene molte accurate e importanti osservazioni. Sull' istologia del fegato abbiamo le ricerche del Frenzel, ma egli si occupa soltanto degli elementi isolati, osservati a fresco.

[1] Il Frenzel limita il suo giudizio sul significato fisiologico del fegato dell' *Ostrea edulis* a questa osservazione molto giusta, ma altrettanto ovvia: »Da aber, wie wir oben erwähnten, die Mitteldarmdrüse [questo è il nome che il Frenzel dà al fegato, ed è certamente adoprato in senso improprio e molto equivoco] der Auster räumlich stark entwickelt ist, so können wir durchaus nicht annehmen, dass ihre Function eine untergeordnete sei« (pag. 325).

visibile quando si adopera una tinta di contrasto rossa (paracarminio, safranina). Osservo una volta per sempre che questo pigmento, o, per meglio dire, questa sostanza nutritiva, non può esser confusa col pigmento che colora le parti superficiali dell' animale, specialmente l' orlo del mantello. La marennina e le sostanze analoghe gialle, brune ecc. che si riscontrano nelle ostriche hanno la distribuzione largamente descritta al terzo capitolo e non sono solubili niente affatto nell' alcool. Invece il pigmento superficiale del mantello non si trova che nel suo epitelio e manca negli altri organi. Quanto al contenuto di color giallo rossiccio, proprio delle cellule epatiche, esso è completamente solubile nell' alcool, come lo sono certi pigmenti speciali che si trovano talvolta nelle branchie e sempre nel muscolo adduttore della sola *O. cochlear.*

Le ostriche, che invece di esser tenute a fondo, stanno sospese nell' acqua profonda, secondo i soliti metodi italiani (vedi Carazzi, 93), mostrano, talora scarso, talora abbondante, il pigmento solubile nell' alcool, ma non si può mettere in evidenza la sostanza analoga alla marennina. Questo si capisce facilmente se si tien conto che il ferro è uno dei principali elementi necessari alla sua formazione; ora, in una grande massa di acqua in movimento non può essere presente quella quantità di sali di ferro che l' ostrica può avere a disposizione stando a contatto col terreno in un parco dove l' acqua è poca e tranquilla. Quanto al fondo, sul quale vivono le ostriche colla sostanza gialla, del Golfo della Spezia, esso è formato da un limo del quale non occorre neanche fare l' analisi per assicurarsi che vi abbonda il ferro, perch' esso è un deposito dell' argilla ocracea, ricchissima di quel metallo, trasportata dalle acque che scendono dai colli sovrastanti alla spiaggia, argilla che sta fra uno strato e l' altro del calcare rético onde quei colli sono costituiti.

Tornando ai risultati dell' analisi chimica fatta dai signori Muntz e Chatin riescono evidenti i rapporti fra le cifre delle tabelle che ho messo in nota alla pag. 413. Il ferro è contenuto in tutte le ostriche, è più scarso in quelle scolorate, più abbondante nelle altre; sieno esse di Marennes o di altre località, sieno esse verdi, o rossastre o brune. E siccome la marennina e le sostanze analoghe non stanno solo nelle branchie e nei palpi, ma anche nell' intestino e nel fegato (fors' anche, modificate, nelle glandule pericardiche), si capisce che il ferro venisse trovato anche nell' analisi del corpo, privato delle lamelle branchiali e dei palpi. E si capisce che il % del ferro fosse nel corpo circa la metà di quel che nelle branchie, perchè in queste il

tessuto privo di marennina si riduce quasi a niente, essendo l' organo specialmente formato dall' epitelio assimilatore, mentre nel corpo, oltre ai tessuti e agli organi surricordati contenenti ferro, altri voluminosi se ne trovano (muscolo, connettivo, gland. genitali) che ne son privi [1].

Ma se il ferro è indubbiamente uno dei principali componenti della marennina e delle sostanze analoghe, non è certamente il solo, e alla varia quantità di esso in confronto cogli altri elementi, alla presenza o mancanza di alcuni di questi, deve attribuirsi il variare della colorazione.

Ostriche portoghesi verdi. È qui il caso di ricordare uno speciale inverdimento, ch' ebbi occasione di constatare in ostriche del tipo *O. angulata* e *O. virginica*, anzi probabilmente proprio della prima specie, nota in Francia col nome di Huître portugaise, perchè fu importata, casualmente, dalle foci del Tago a quelle della Gironda (Bordeaux).

Verso la fine del 1890 venne alla Spezia il yacht »Sunbeam« di proprietà di un lord inglese; rimase alcuni mesi nel Golfo e verso la fine dell' anno fu messo in uno dei bacini del r. Arsenale per essere ripulito nella chiglia. Questa aveva numerosi mitili ed alcune ostriche, forse un duecento dell' età di un paio d' anni. N' ebbi parecchie e volli tenerle a crescere in un vivaio, dentro a dei cesti, perchè m' accorsi subito che non appartenevano a nessuna delle tre specie proprie del Mediterraneo [2]. Nell' aprirne qualcheduna fui colpito dal colore distintamente verde di tutta la superfice del mantello; le branchie erano mediocremente verdi, degli altri organi non ebbi l' avvertenza di fare l' esame. Nel 1893 tornai ad esaminare queste ostriche, che nel frattempo erano cresciute molto, prendendo la forma irregolare (molto più lunghe che larghe) propria delle ostriche del gruppo *angulata-virginica*; e di queste avevano il colore rossastro dell' impressione del muscolo adduttore e i sessi separati. Se tutti questi caratteri sono comuni colla nostra *O. cochlear*, le dimensioni e la forma non permettevano neanche la supposizione che si trattasse di questa specie; era dunque certamente una delle due

---

[1] Si capisce che questa espressione va presa in senso relativo. Non intendo già dire che il muscolo, il connettivo ecc., manchino assolutamente di ferro, ma soltanto che in tali parti del corpo non si trova traccia del pigmento organico, tipo marennina, ricco in ferro.

[2] Vedi il mio Manuale di ostricultura, pag. 6.

sopra ricordate, e le larve dovevano essersi fissate alla chiglia del »Sunbeam« quando questo, prima di venire alla Spezia, era nell' Atlantico. Dove precisamente fosse stato non avevo avuto l' avvertenza d' informarmi, e non potei sapere in seguito, perchè il yacht, tosto ripulito, lasciò il Mediterraneo.

Quello che mi colpì nel secondo esame del 1893 fu che l' ostrica, vissuta in mezzo a tutte le *O. edulis* del vivaio che non inverdiscono mai, aveva ancora distinta la colorazione verde del mantello. Ciò mi sorprese, perchè io credevo allora al Puységur, Lankester ecc., e datano appunto da quel tempo le mie prime ricerche sulle ostriche verdi. Nel 1894 e nel 1895 le ostriche del »Sunbeam« erano ancora ingrossate; esaminate di primavera avanzata si mostravano in floride condizioni, grasse, molto nutrite, i ♂ con numerosi gruppi di spermatozoi, le ♀ con abbondanti uova. Il colore del mantello da verdastro era passato più decisamente ad una tinta giallastra.

Parmi indubbio che ad ostriche identiche si debba riferire l' osservazione dell' Herdman »in which enormous numbers of wandering leucocytes filled with large green granules come out the surface of the body and especially on the mantle« (pag. 16 dell' estratto). Infatti nelle mie osservazioni istologiche ho trovato gli stessi fatti notati per le ostriche di Marennes, sia nell' intestino che nelle branchie e nei palpi; la sola differenza era che tutte le lacune del mantello erano piene zeppe di numerosi amebociti carichi di granulazioni verdi-giallastre. Ancora dalle prime osservazioni si scorgeva che il verde non era di quel colore brillante, d' un tóno caldo, quale si osserva nelle ostriche di Marennes, nel massimo dell' inverdimento, ma di un colore più tendente al giallo. Nelle osservazioni successive il color giallo delle granulazioni era più evidente, specialmente nel 1895. Le granulazioni dell' intestino, delle branchie e dei palpi s' erano fatte più rade, e i singoli granuli molto più piccoli, irregolari, angolosi, non già grossi e tondeggianti come nelle ostriche di Marennes. E in queste ultime osservazioni anche il mantello mostrava qualche diminuzione nel numero di amebociti carichi di granulazioni, le quali avevano subito nella forma anch' esse le modificazioni mentovate.

Quanto alla pretesa »leucocitosi« dell' Herdman non riesco a capire neanche che cosa voglia dire, e mi pare che adoprare questa parola parlando di ostriche sia un non-senso. E, all' opposto dell' Herdman, son sicuro che anche queste ostriche sono perfettamente

sane. Egli afferma, come ho già detto, ma non ne dà una sola prova, che in quelle da lui prese in esame il fegato era malato.

La sola differenza notevole fra le ostriche del »Sunbeam« e quelle di Marennes è la grande durata del pigmento e l' abbondante quantità di amebociti del mantello, che lo contenevano. Da che dipenda questo riversarsi di amebociti con granulazioni nel torrente sanguigno e quindi nelle lacune del palleo, non saprei dire con precisione; forse l' inverdimento era avvenuto con tanta intensità che il fegato non aveva potuto provvedere al rapido assorbimento degli amebociti carichi di granuli, e perciò essi erano andati in circolazione. Questo diffondersi delle cellule sanguigne con granuli nei tessuti connettivi ha finito poi con trasformare molte di quelle cellule in vere cellule fisse; così che nelle mie ultime osservazioni ho trovato i sottili granuli gialli raccolti in cumoli ed in mezzo ad essi un nucleo assai ridotto e sformato; in tal modo i granuli sembravano far parte del lasso tessuto connettivale.

Quello che risulta dalle mi e ricerche, sia sulle ostriche di Marennes che su quelle portoghesi, è la grande importanza che hanno gli elementi del sangue nel trasporto delle sostanze assimilate dagli epitelî funzionali.

Contrariamente a quello che si credeva finora, non è già il plasma sanguigno, ma bensì l' amebocito che prende la sostanza nutritiva assimilata, anzi fabbricata, negli epiteli e la trasporta al fegato.

E, appunto, il risultato di maggiore importanza, che mi sembra emerga dalle mie ricerche, è l' aver messo in luce che gli amebociti, come giustamente aveva già conchiuso nel suo lavoro il Cuénot, »sont des organites d'une importance capitale dont les fonctions multiples sont toutes en rapport avec l'assimilation et la nutrition« (pag. 650). Secondo la convinzione ch' io mi son fatta, tutte le funzioni di nutrizione, respirazione ed escrezione compresa, hanno per immediato e necessario intermediario l' amebocito[1]. Potrà egli in seguito a

---

[1] Per avere già enunciato questa idea io mi presi dell' »ill-informed«, e a proposito della respirazione mi scaraventarono addosso tutti in una volta Paul Bert, Krukenberg e Fredericq; e certamente, se l' avessero conosciuto, non mi avrebbero risparmiato neanche il vecchio Harless, il vero padre dell' emocianina, da lui scoperta cinquantanni or sono nell' *Helix* (1847). Mi contenterò

cenogenetici differenziamenti cedere parte di queste sue attribuzioni o ad albuminoidi del sangue (del resto elaborati dall' attività del suo protoplasma) o ad elementi speciali, quali le emazie, ma egli rappresenta da solo l' unità morfologica, che contiene in sè stessa tutte le attività funzionali necessarie per il trasporto dei materiali di nutrizione.

Conclusioni generali.

1. Le ricerche istologiche fatte finora sulle ostriche verdi di Marennes trassero a conclusioni erronee gli osservatori che le compirono.

2. Errarono il Lankester e lo Chatin credendo che le cellule di secrezione o macroblasti contenessero il pigmento verde. Quelle cellule sono indubbiamente e sempre scolorate; esse funzionano come »Becherzellen«, per secernere una sostanza che ha l' aspetto fisico, se non le proprietà chimiche, del muco.

3. Errarono del pari i due autori summentovati quando attribuirono a quelle cellule la proprietà di essere semoventi.

4. L' opinione del Pelseneer, del De Bruyne e del Lankester che la colorazione verde dei palpi e delle branchie nelle ostriche di Marennes sia effetto di un trasporto, dall' apparato digerente all' esterno, di materiale dannoso al sangue, trasporto che si compirebbe per opera degli amebociti del sangue ad uno scopo escretorio, e con una diapedesi attraverso ai tessuti, accompagnata molto spesso (De Bruyne) da una distruzione epiteliale per opera degli amebociti, è completamente erronea.

---

di fare umilmente osservare: che i tre autori citati si sono occupati di molluschi cefalopodi; che l' emocianina in molti lamellibranchi, l' ostrica compresa, nessuno, finora, l' ha vista; che in altri vi sono appositi elementi contenenti un composto analogo all' emoglobina; che nell' *Aplysia punctata* il plasma sanguigno contiene l' emocianina in così piccola quantità (1,77%, se pure è emocianina) che »cet albuminoïde ne peut très probablement jouer aucun rôle dans la réspiration« (Cuénot, pag. 29)! E ricordato tutto ciò mi pare che voler sostenere che l' emocianina è la sostanza colla quale i molluschi assumono l' ossigeno è come dire che nei vertebrati l' impressione visiva si compie colla rodopsina.

Nei cefalopodi, in molti gasteropodi, in alcuni lamellibranchi l' emocianina costituisce il pigmento liquido respiratorio; in altri altre sostanze la sostituiranno; in altri infine la funzione è compiuta da vere emazie (*Solen legumen*, *Arca tetragona*). Ma in molti molluschi l' emocianina non è che supposta. E nell' *Aplysia depilans*, neanche può supporsi la presenza di un albuminoide con funzioni respiratorie (Cuénot, pag. 46, 91)!

5. Una diapedesi escretoria e una fagocitosi, cioè una distruzione epiteliale, come l' osservò il De Bruyne, non sono già fenomeni fisiologici, ma di patologia sperimentale.

6. Che la causa dell' inverdimento delle ostriche di Marennes sia dovuta al nutrirsi che fanno i molluschi di una diatomea verde (*Navicula*), come credettero il Puységur, il Lankester, lo Chatin, il Pelseneer, il De Bruyne, l' Herdman ecc., è del pari infondato. La presenza o l' assenza della *Navicula* non influiscono menomamente sull' inverdimento.

7. Non regge neanche l' ipotesi del Ryder e dell' Herdman che l' inverdimento sia una malattia di fegato o una leucocitosi (!).

8. Il fenomeno dell' inverdimento è una vera e propria assimilazione, compiuta dal protoplasma della parte apicale delle cellule cilindriche epiteliali di tutte le mucose sì esterne che interne, escluso lo stomaco e tutta quella parte d' intestino nella quale sta lo stilo cristallino. L' epitelio del mantello, tolte le cellule sensoriali, pigmentate e secretorie, ha la capacità di fabbricare la sostanza verde. L' ha in grado più elevato l' epitelio delle branchie, eccettuate le cellule secretorie, e così pure la mucosa dei palpi, dell' esofago, dell' intestino medio e terminale, fino all' ano, eccettuate le Becherzellen e le cellule claviformi.

9. La sostanza verde o marennina non esiste già formata all' esterno, ma viene fabbricata con elementi presi al liquido ambiente, dall' attività del protoplasma epiteliare, al modo stesso che il protoplasma delle cellule dell' intestino medio dei vertebrati fabbricherebbe il grasso, secondo il modo di vedere del Gruenhagen, del Nicolas e di altri.

10. Nell' interno dell' epitelio, nel tratto dove si forma la marennina, il color verde ha un aspetto diffuso, tutt' al più finissimamente granuloso. Scendendo verso la parte prossimale (basale) dell' epitelio, la marennina si vede raccolta in grossi granuli del diametro di uno o due μ.

11. Uno dei principali componenti della marennina è il ferro, ma non esclusivo; e la sua presenza necessaria non basta per formare il pigmento verde. Esso entra anche nella composizione di altri pigmenti simili alla marennina, ma di colore diverso giallo, bruno ecc.

La marennina è un composto organico diverso da tutti quelli conosciuti. Questo fatto è stato dimostrato dal Dumas e dal Berthelot.

12. Gli amebociti del sangue si caricano dentro all' epitelio delle granulazioni verdi e, facendosi strada per il connettivo sottostante, si portano al fegato.

13. Nel fegato gli amebociti vengono assorbiti dalle cellule epatiche, qui le granulazioni verdi sono profondamente modificate.

14. All' infuori degli epiteli, specialmente menzionati, degli amebociti e del parenchima epatico, nessun altro organo o tessuto dell' ostrica contiene le granulazioni verdi, la marennina. Quand' essa si scorge nel tessuto connettivale, è sempre nell' interno di un elemento sanguigno.

15. Si può supporre che la marennina sia un pigmento respiratorio, ma è più ovvio considerarla come un vero alimento.

16. Nelle ostriche di località disparate (anche della Spezia) tenute a vivere sul fondo, dove il fango contiene argille ocracee (ferrugginose), si riscontrano dei pigmenti (giallo, bruno ecc.) analoghi per il modo di formazione, per la distribuzione e per il loro comportarsi coi soliti agenti istologici (fissatori, induritori, coloritori ecc.) alla marennina verde delle ostriche di Marennes.

17. La perdita della colorazione verde ha luogo in un periodo che varia a seconda del tempo che ha durato l' inverdimento. Di solito il verde persiste visibilmente per uno, due e anche tre mesi. Nello sverdimento si scolora prima il protoplasma della parte apicale dell' epitelio, poi il rimanente epitelio; ma nel fegato le granulazioni di marennina, parzialmente scolorate, durano a lungo e spariscono solo quando negli epiteli è già cessata da parecchio tempo la colorazione.

18. Gli amebociti delle ostriche, pure essendo di una sola specie, si presentano con due aspetti diversi, i quali devono corrispondere a un diverso atteggiamento funzionale (respiratorio?). Potrebbe darsi che uno di codesti atteggiamenti preludesse alla frammentazione nucleare, la quale è il fatto istologico che precede l' assunzione della marennina da parte dell' amebocito. Tale frammentazione nucleare, o divisione diretta del nucleo, non rappresenta, dunque, una degenerazione dell' amebocito, come da molti fu asserito.

19. Dopo presi i granuli di marennina o di altri pigmenti analoghi, l' amebocito si reca al fegato; non è dunque, come si credeva, il plasma solo incaricato del trasporto del materiale assimilato dal protoplasma delle cellule epiteliali.

20. Il fegato delle ostriche ha certamente una funzione di assorbimento.

Firenze, maggio 1896.

Spiegazione delle figure della tav. 18.

I disegni furono fatti colla camera chiara Abbe (beninteso esclusa la fig. 1), fin dove possibile; e, meno pochi, coll' obiettivo a immersione om. apocr. 2 mm. dello Zeiss e oculare comp. 2, 4, 8. L' ingrandimento è approssimativo. Salvo indicazione contraria, le figure rappresentano sempre sezioni di *Ostrea edulis* verde di Marennes.

Fig. 1. Sezione semischematica in un piano mediano sagittale, parallelo alle due valve, di un' ostrica nel massimo dell' inverdimento. Gli organi inverditi sono rappresentati di color verde, il fegato verdastro oscuro, come si scorge dopo l' indurimento coll' alcool. *Cp* cappuccio palleale, *P* palpi, *S* stomaco, *Imc* intest. medio circondante, *F* fegato, *Im* porzione ricorrente dell' intestino medio, *LBr* lamella branchiale, *Id* intestino discendente, nel quale va a terminare lo stilo cristallino, *PrO* processo orale, cioè tutta la parte anteriore-inferiore del corpo compresa fra il muscolo add. e le lam. branch., *Ir* cul di sacco dell' intest. ricorrente, *Ic* cieco dell' intest. discendente, *Nv* ganglio viscerale, *A* ano, *M* muscolo add., *O* orecchietta, *V* ventric. del cuore, *St.c* stilo cristallino nello stomaco, *E* esofago, *Nc* ganglio cerebrale. Grand. nat. di un' ostrica di dimensioni medie.

Fig. 2. Segmento di una lam. branch. Soltanto due segmenti secondari (*ss*) sono interamente disegnati; *es* cellule di secrezione. $\times$ 240.

Fig. 3. Segmento second. apicale della fig. precedente. Ho raccolto i diversi aspetti delle cellule di secrezione (*es*) descritti nel testo; na_1 nucleo di amebocito, *a* e a_1 amebociti, a_{11} amebocito con granulazioni verdi. $\times$ 550.

Fig. 4. Sezione parallela alla superfice di un palpo labiale, ma un poco obliqua. Le cavità *f* indicano i posti dove stavano nicchiate le cell. di secrez., *es* alcune di queste cellule rimaste in posto. $\times$ 240.

Fig. 5. Porzione di lam. branch. in sezione longitud.; fissazione all' acido osmico; *es* cell. di secrez., *n* nicchie delle medesime. $\times$ 550.

Fig. 6. Sezione trasversale di un palpo labiale, non colorato. *Or* lato orale e *Abor* aborale, *mc* mucosa, *cr* creste della stessa, *forn* fornici. $\times$ 68.

Fig. 7. Una cresta di palpo labiale in sez. trasv.; *es* cell. di secrezione, *na* nuclei di amebociti penetrati nell' epitelio, *a* amebociti del tessuto connettivo. $\times$ 550.

Fig. 7 bis. Porzione di fornice della stessa sezione, a_1 amebocito dentro una cell. epiteliale, il nucleo di questa è respinto in alto. $\times$ 550.

Fig. 8. Un altro pezzetto di fornice di una sez. di palpo; *es* cell. di secrez., *ne* nuclei delle cell. epitel., a_1 un amebocito dentro ad una cell. epitel., *na* porzioni di nuclei di amebociti in mezzo alle granulaz. verdi. $\times$ 1100.

Fig. 8 bis. Un amebocito in divisione. $\times$ 1100.

Fig. 9. Sezione della mucosa faringea in un piano perpend. a quello della fig. 1 (piano long. o frontale); *es* cell. di secrez., *ne* nuclei delle cell. epit., a_1 nuclei di amebociti penetrati nell' epitelio. $\times$ 275.

Fig. 10. Sez. trasv. della mucosa dello stomaco verso la parte orale e media dell' organo; *ne* nuclei dell' epitelio, *na* nuclei di amebociti, *cà* cumoli di granuli bruni con nuclei di amebociti, *lc* limite fra la mucosa e il connettivo sottostante. $\times$ 260.

Fig. 11. Sez. trav. d' intestino terminale. *Ms* muscolo add., *M* tunica palleale, *c* connettivo, *mc* mucosa, *cr cr,* creste della mucosa, *f* fornici della stessa. $\times$ 68.

Fig. 12. Porzione di una sez. d' intestino circondante; epitelio di una cresta; *cs* cell. di secrez., *ne* nuclei dell' epitelio, $a_{,}$ nuclei di amebociti penetrati nell' epitelio, *lc* limite dell' epitelio col connettivo, $a_{,,}$ grosso amebocito con granuli verdi. $\times$ 260.

Fig. 13. Porzione basale di mucosa dell' intestino medio in una regione opposta alle creste; *bg* cell. di secrez. non ancora sviluppate, le altre lettere come nella fig. precedente. La parte apicale dell' epitelio, cioè verso il lume dell' intestino, non è figurata. $\times$ 550.

Fig. 14 e 14 bis. *Ostrea edulis* di Spezia. Porzioni di sez. trasversale dell' intest. circond. per far vedere diversi tipi di cellule di secrezione (*cl*) a forma di clava. $\times$ 550.

Fig. 15. Sez. del fegato; un lobulo è figurato intero; *a* amebociti con granulaz. verdi, *ce* cell. epatiche, *na* nuclei di amebociti. $\times$ 550.

Fig. 16. Sez. trasv. di un dotto epatico pieno di amebociti, il maggior numero dei quali contiene delle granulaz. verdastre; in alcune cell. epatiche si vedono dei granuli verdi (*g.v*). $\times$ 275.

Fig. 17. Porzione di un lobulo epatico di ostrica verde in un periodo più avanzato di digestione della fig. 15. $\times$ 550.

Fig. 18. Sez. trasv. di una piccola arteria del processo orale; *a* amebociti, $a_{,}$ idem con granuli verdi. $\times$ 240.

Fig. 18 bis. Alcuni amebociti della fig. precedente. $\times$ 550.

Fig. 19. Amebociti dentro o vicino all' epitelio dei palpi labiali e con diversi aspetti di divisione diretta, da un preparato colorato colla safranina. $\times$ 1100.

Fig. 20. I due aspetti funzionali dell' amebocito. Da un preparato colorato colla safranina. $\times$ 1100.

NB. La colorazione verde che si scorge nelle figure corrisponde alla colorazione realmente esistente nelle ostriche verdi di Marennes; del rimanente per i diversi aspetti di quella colorazione cfr. il testo.

Adelotacta Zoologica[1].

Studii di

Fr. Sav. Monticelli.

Con le tavole 19 e 20.

1. *Pemmatodiscus socialis* n. gen. n. sp.

Il mattino del 4 agosto dello scorso 1895 il Dott. Salvatore Lo Bianco richiamò la mia attenzione su di un grosso esemplare di *Rhizostoma pulmo*, frutto della pesca quotidiana, che mostravasi infarcito di numerosi parassiti. Ne intrapresi subito l' esame, e da questo potetti facilmente accorgermi che tali parassiti non erano da riferirsi a forme larvali e migranti di Platelminti parassiti, ma che mi trovavo, invece, dinnanzi una forma animale del tutto nuova e sconosciuta, e, direi, anche strana, che mi propongo di render nota con questo scritto.

Più specialmente lungo i margini del cappello di questa *Rhizostoma*, e sparse ancora nel dorso del medesimo, nei tentacoli, ed, infine, un po' dapertutto, si osservavano numerose cisti. Queste, di varia grandezza, erano come immerse e scavate nel tessuto gelatinoso, sia quello tipico, sia quello più compatto dei tentacoli. L' aspetto generale di questa panicatura della *Rhizostoma*, come potremmo dirla, è rappresentato nella fig. 2. Come tali cisti erano più numerose sui margini del cappello, e come disposte, valgono a dimostrarlo la stessa fig. 2 e meglio ancora la fig. 30.

Queste cisti contenevano, per la maggior parte, dei gruppetti or più, or meno numerosi di piccoli organismi che sembravano, attraverso la ciste, dei dischetti bianchi con un foro, o macchia scuriccia

[1] ἄδηλος — non chiaro, dubbio; ταχτός — classificabile.

in una delle facce del disco. Alcune cisti, invece, contenevano appena due, tre o quattro, ed altre anche un solo di tali organismi. Questo si osservava più specialmente nei tentacoli nei quali solamente ho notate delle cisti con un unico ospite. Si ponga mente alle figure 1, 8, 16, 28, 30, 33 che si riferiscono a ciò che ora ho detto.

Per studiare gli organismi in questione e le cisti nelle quali erano racchiusi, oltre l' esame a fresco e sul vivente, ho fatto quello delle preparazioni in toto di individui isolati e delle sezioni dei medesimi, nonchè delle cisti con entro i parassiti. Tanto per le preparazioni in toto, quanto per le sezioni, ho trattato sia gl' individui isolati dalla cisti, sia questa con quelli, con diversi liquidi: col sublimato (a freddo ed a caldo), con l' acido osmico, con il liquido di Flemming, con quello di Kleinenberg e di Mingazzini, infine, direttamente con l' alcool a 90°. I migliori risultati — ottime preparazioni e buone sezioni — ho avuto con l' acido osmico, il sublimato, ed il liquido di Flemming. I tessuti dell' organismo vennero meglio fissati da questi ultimi liquidi, se isolati dalla cisti, chè questa non permetteva bene la loro penetrazione nel suo interno; tanto che, nelle grosse cisti gl' individui che si trovavano nel mezzo, rimanevano del tutto alterati, perchè non fissati dal liquido adoperato. Dicasi lo stesso per i liquidi coloranti, chè anche alla completa penetrazione di essi offriva ostacolo la cisti. Come liquidi coloranti ho usato il paracarminio, l' ematossilina alcoolica, l' emacalcio, la mia miscela di picrocarminio e la miscela colorante di Biondi. Col primo ho ottenuto delle splendide preparazioni in toto; degli altri mi son valso più specialmente per colorare le sezioni; ottimi risultati ho avuto dal liquido di Biondi.

Le cisti hanno forma ovoidale o sferoidale, che è più o meno accentuata, quanto maggiore o minore è il numero degli individui in esse contenuti. Se nella cisti vi è un solo parassita, quella si adatta alla forma di questo che essa circonda molto da vicino (fig. 1, 8, 16, 26, 28, 30, 33). I contorni delle cisti sono d' ordinario irregolari, anfrattuosi; condizione di cose che si esagera nelle cisti fissate, come si scorge dalle sezioni (fig. 8). Le cisti variano molto in grandezza. Se contengono un solo ospite misurano poco più di questo in diametro ed in altezza; ad esempio la cisti rappresentata nella fig. 33 misura mill. 0,37 in diametro, per un' altezza di mill. 0,25; misure di poco maggiori dell' ospite che alberga. Le cisti, ellissoidali o sferoidali, che contengono più individui, misurano in diametro da

mill. 0,50 a mill. 1,80—2. Nell' interno delle grandi, come delle piccole cisti del cappello della medusa, non si osservano tramezzi che le dividano in camere secondarie, nelle quali sono ripartiti gli ospiti della cisti. Ma nelle cisti dei tentacoli di frequenti ho constatato che quelle che contengono due, di rado tre, parassiti presentano dei tramezzi determinanti altrettante cisti nella cisti, per quanti sono gli ospiti (fig. 16). Le pareti della cisti sono relativamente molto spesse, jaline e facili a distinguersi, anche a fresco, dal tessuto che le circonda, nel quale esse sembrano, come ho detto, immerse e scavate (fig. 1, 8, 16, 26, 28, 33). La forma, l' aspetto, i rapporti delle cisti col tessuto che le circonda sono messi in evidenza assai bene dall' acido osmico e dal liquido di Flemming; la fig. 26 è appunto ricavata da una cisti trattata con acido osmico, dalla quale per dilacerazione son venuti fuori gli ospiti contenutivi. Da questa figura si rileva come le pareti della cisti possono staccarsi, isolandosi dal tessuto che le circonda, come una sottile membranella anista. Di fatti questa cisti mostra due lembi residuali della porzione di parete, che guarda l' osservatore, dilacerata, che sono isolati dal tessuto gelatinoso che vi aderiva asportato con un colpo di forbice. Dall' esame delle pareti delle cisti ho dedotto che esse son dovute ad un prodotto di secrezione del tessuto gelatinoso che le circonda. Il quale ha reagito contro l' irritazione determinata, in questo o quel punto della sua massa, dal parassita che vi è capitato dentro, circondandolo di questo prodotto di secrezione che vale ad isolarlo. Questo spiega come possono essersi formate le cisti intorno agli ospiti capitati nella medusa, ma resta a sapersi come son capitati questi in quella e come è che in una medesima cisti possono trovarsi molti ospiti, mentre in altre se ne trovano pochi od un solo.

Sul primo quesito posso dir nulla di concreto; senonchè supporre, tenuto presente come sono disposte le cisti, che questi organismi si siano fatti via per l' endoderma per giungere al tessuto gelatinoso, essendo essi capitati nella cavità gastrica. Circa il secondo quesito, esporrò quanto le mie osservazioni mi permettono di rispondere, dopo aver descritto l' organismo che ci occupa.

Ho detto innanzi che gli ospiti contenuti nelle capsule o cisti sembravano dei dischetti bianchi con un foro in una delle facce che appariva scuro sul fondo bianco-latteo dei dischetti. Esaminati in molti con una lente attraverso la cisti ed il tessuto gelatinoso, essi richiamano alla mente un gruppo di *Acetabularia medit.* guardato da sopra e delle quali non si scorgono i pedicelli. Tenuto conto del caratteristico

aspetto di disco-ciambella di questi organismi mi è venuto fatto il nome, che per essi propongo, di *Pemmatodiscus* (πέμμα, ciambella e δίσκος, disco), nome che, riferendosi solo alla forma dell' organismo, come essa si presenta all' osservatore, lascia impregiudicata ogni questione riguardo alla sua essenza, al valore morfologico, ai suoi rapporti ed alla sua posizione sistematica; e può essere, quindi, in ogni caso conservato. Cosicchè *Pemmatodiscus* è il nome generico; come nome specifico propongo quello di *socialis* che ricorda la condizione, quasi costante, di trovarsi associati più individui in una medesima cisti.

In ogni cisti contenente più *Pemmatodiscus* ve ne sono di varia grandezza, da molto piccoli a grandissimi. Messili in libertà, dilacerando la cisti, si nota che la forma di disco-ciambella non è così regolare, come sembra attraverso la cisti (fig. 1). Essi presentano una superficie appiattita discoide, che sui margini si arrotonda a toro, ispessendosi di poco, ed una superficie rigonfia clipeiforme opposta alla prima; le due superficie vengono a contatto nel toro marginale. Il foro del disco, o ciambella, si apre nel centro della superficie appiattita e mette in una cavità, come sembra a prima giunta, scavata nell' interno del corpo. La figura 4 vale a dare una esatta immagine del modo come questo si presenta se visto dalla faccia rigonfia (*a*), dalla faccia discoide (*b*), o di fianco e profilo (*c*). Nel *Pemmatodiscus* possiamo, quindi, distinguere due superficie, una appiattita nella quale trovasi il foro, che, ritenendo per bocca, come dimostrerò or ora, indico come ventrale o inferiore, chiamando dorsale o superiore quella clipeiforme. Data la variabile grandezza dei *Pemmatodiscus*, molto varie sono le loro misure. Il loro diametro massimo, che corrisponde al disco ventrale, varia da mill. 0,20 a mill. 1,0; la media oscilla fra i mill. 0,50—0,90. L' altezza, dalla faccia ventrale alla dorsale, secondo un asse che passi dal centro della bocca e termini nel mezzo del dorso, è presso a poco la metà del diametro.

Esaminando i *Pemmatodiscus* viventi ho constatato che non duravano a lungo nell' acqua di mare nella quale dilaceravo le cisti per metterli in libertà. Dopo poco tempo si alteravano; sembrava si disfacessero morendo. Ciò non mi ha permesso di seguirne più a lungo lo studio e tenerli in osservazione per ulteriori ricerche e per rintracciarne il loro ultimo destino. Ma quanto ho potuto osservare a fresco è tutto quello che si poteva. Tutta la superficie del corpo è fittamente cigliata: le ciglia sono lunghissime e si muovono attivamente ed incessantemente e fanno roteare il *Pemmatodiscus* intorno

a sè stesso che cammina, così, lentamente. Esso si muove ancora indipendentemente dalle ciglia, ondeggiando coi margini che si insenano e si allungano protrudendo, e ricorda così, spostandosi, lontanamente il muoversi di un' *Amoeba*. La fig. 25 serve a mostrare dei *Pemmatodiscus* che si spostano ondeggiando. Seguendone i movimenti sotto il campo del microscopio, sono stato colpito da una osservazione che riferisco, perchè più volte mi è occorsa. Mentre, dunque, l' animale si muoveva roteando, o restava immobile, come librato nell' acqua, gli ho visto emettere verso i margini della superficie che osservavo, d' ordinario dorsale, or qui or là un prolungamento conico, a punta acuta, che subito ritirava. Questi prolungamenti avevano la forma, presso a poco, che ho ritratta nella fig. 19 cercando di coglierla a volo; essi sono senza dubbio delle estroflessioni della superficie del corpo. Ancora ho osservato, in contrapposizione alla precedente osservazione, formarsi di tratto in tratto verso i margini una sorta di introflessioni della superficie esterna che presto scomparivano, ed il margine ripigliava il suo aspetto primitivo (Fig. 18). A che scopo emette questi prolungamenti, perchè si formano le insenature, non ho saputo spiegarmi.

Il foro centrale della ciambella, la bocca, mostrasi anch' esso cigliato e la cigliatura sembra estendersi nella cavità del corpo. Attivissimo è il movimento delle ciglia della bocca, nel cavo della quale si vedono oscillare numerose sferule rifrangenti, grandi e piccole, agitate dalle ciglia che sembrano determinare un movimento vorticoso fino in fondo la cavità (Fig. 10). La bocca sul vivo varia incessantemente di aspetto e di ampiezza. D' ordinario è di mediocri dimensioni; ma si contrae e si restringe, tanto da ridursi ad un forellino piccolissimo quanto la capocchia di uno spillo (fig. 27 *b*), o si dilata enormemente (fig. 27 *a*). La bocca ora si allunga a rima transversa, ora piglia l' aspetto caratteristico di pera allungata e si sposta con l' estremità ristretta verso il margine del corpo allargandosi enormemente (fig. 29). In questo caso i contorni della bocca si fanno più netti, più evidenti e più manifesta si rende la cigliatura del cavo boccale.

L' aspetto di un *Pemmatodiscus* a fresco, visto dalla faccia ventrale, è reso dalla fig. 10, quello della faccia dorsale dalla fig. 15. In entrambe si scorge una zona chiara periferica abbastanza larga, orlata di uno straterello ancora più trasparente, dalla periferia del quale partono le ciglia. Nel centro si vede, invece, una massa più scura che limita la bocca. Esaminata più da vicino la zona esterna mostrasi

fatta di cellule, giustaposte, allineate, allungate, cigliate. Nella fig. 5 si scorge, per trasparenza, attraverso la superficie dorsale, il foro boccale, ed internamente alla zona chiara periferica una linea oscura parallela al margine interno della zona chiara, e da questo alquanto allontanata. Ciò mi fece subito nascere il sospetto della esistenza, nel cavo del *Pemmatodiscus*, di un altro strato di cellule concentrico al primo esterno. Ciò che chiaro dimostrano le preparazioni in toto, dalle quali si ricava che il *Pemmatodiscus* è costituito di due strati di cellule che si continuano uno nell' altro per l' apertura boccale (fig. 3 e 7). Le sezioni fatte in tutti i sensi confermano questo reperto (fig. 8, 16, 20). Dalla ricostruzione di queste sezioni e dai preparati in toto si può ricavare lo spaccato del *Pemmatodiscus*, quale l' ho rappresentato nella fig. 24. Da esso si rileva che lo strato esterno ectodermale s' introflette nel foro centrale e subito dopo si ripiega contro e sotto lo strato esterno, parallelamente a questo, conservando per breve tratto le sue caratteristiche (le ciglia), per continuarsi poi nello strato interno endodermale. Questo, più basso e molto differente dall' esterno, è privo di ciglia e segue in tutto il suo decorso la forma dell' esterno. Indico lo strato esterno come somatoderma, quello interno, che limita la cavita gastrica (enteron), come enteroderma; e poichè il foro mette in comunicazione l' esterno con l' enteron, merita bene il nome di bocca (stomio) che già gli ho dato, riservandomi di dirne ora la ragione. I due strati non aderiscono fra loro, ma vi è fra di essi una intercapedine che rappresenta la cavità generale del corpo, il celoma.

La disposizione delle ciglia testè descritta, nel cavo boccale e nel primo tratto dell' enteron sottostante e seguente al cavo boccale, dà ragione dell' apparenza cigliata di tutta la cavità interna del *Pemmatodiscus* innanzi ricordata.

Schiacciando lentamente e delicatamente, a fresco, un *Pemmatodiscus* sotto il coproggetti (se per avventura si ha la preparazione che ho rappresentata nella fig. 35 le cose si vedranno meglio) si scorgono, a piccolo e mediocre ingrandimento, come tante strie radiali decorrenti dalla periferia al centro del dorso, o verso il contorno della bocca (se si osserva dal ventre). Queste strie, non continue, nè regolari sembrano fatte da punti, virgolette o trattini messi in fila: aspetto questo che può osservarsi anche in buoni preparati in toto. Esaminando queste strie con più forte ingrandimento, si nota che i punti, specialmente nelle preparazioni in toto, sono i nuclei messi in evidenza dal colore; e che i tratti e virgolette, specialmente nelle preparazioni a fresco e ben

schiacciate (fig. 35), sono dei distinti corpicciuoli rigidi, all' apparenza, molto rifrangenti e di aspetto cuticoloide. Essi sono come dei bastoncelli più o meno affusolati agli estremi, di forma piuttosto variabile, ma che può ridursi a quella che ho rappresentata nella fig. 13 *a* ritratta a camera chiara; questi bastoncelli immersi nell' ectoderma misurano a fresco mill. 0,03 circa.

Dilacerando delle cisti di *Pemmatodiscus* a fresco, questi vengono fuori e si mettono in libertà; se si dilacera una cisti già preparata restano essi aderenti l' uno all' altro a gruppetti (quelli che nella cisti erano più vicini) per le ciglia retratte ed attorcigliate che s' intrecciano fra loro. Cosicchè essi restano come cementati fra loro, tanto che al primo vederli credetti all' esistenza di una sostanza cementante che, coagulata per l' azione dei reagenti, li unisse insieme. Ma mi accorsi subito che trattavasi solo di aderenza fra individui di una cisti, dovuta all' intrecciarsi fra loro delle ciglia.

Passo ora ad un esame più particolareggiato della struttura istologica dei due strati cellulari. La fig. 20, che rappresenta la sezione dorso-ventrale di un mediocre individuo, serve a mostrare il rapporto dei due strati ed il differente aspetto, e la diversa loro struttura. Il somatoderma (ectoderma) misura in media mill. 0,05, l' enteroderma mill. 0,025 di spessore: lo strato esterno, dopo essersi ripiegato per costituire i margini della bocca, diminuisce insensibilmente in altezza fino a raggiungere quella dello strato interno, e si continua in questo: le ciglia si arrestano a questo punto, dove le cellule dei due strati si distinguono nettamente le une dalle altre (fig. 20). Il somatoderma è fatto, come ho già accennato, di un fitto strato di cellule allungate, cilindroidi, a protoplasma chiaro trasparente, all' aspetto punteggiato da piccoli granuletti, appena più denso nella porzione basale (fig. 5, 6, 20). I nuclei misurano mill. 0,005 in diametro e si trovano, d' ordinario, nel terzo medio delle cellule. Queste mostrano alla loro superficie libera una distinta cuticola, relativamente spessa (fig. 5, 6, 22) sotto la quale di frequenti si osserva una distinta stria chiara, seguita da un leggiero raddensamento del citoplasma (fig. 6). La cuticola è perforata dalle lunghe, esili e numerose ciglia che rivestono tutta la superficie esterna del somatoderma e che, nel loro insieme, sembrano costituire uno strato periferico compatto. È la cuticola che forma il margine chiaro rifrangente che si osserva alla periferia del corpo sul vivo, sia dal dorso che dal ventre (fig. 10, 15). Fra le cellule dell' ectoderma si nota la presenza di certe formazioni che, poichè ricordano i rabditi dei Turbellarii, io indico con questo nome. Essi si mostrano assai

diversamente secondo la colorazione fatta subire ai pezzi ed il liquido col quali sono fissati. Nei *Pemmatodiscus* trattati con acido osmico o liquido di Flemming e colorati con carminio, essi si mostrano, nelle sezioni, più o meno uniformemente colorati (fig. 22, 23); la loro forma non poteva sempre bene apprezzarsi. Nei preparati fissati al sublimato e colorati sulle sezioni con la miscela di Biondi questi rabditi si mostravano, per contro, evidentissimi (fig. 5 e 13 *b*). Essi hanno un fondo chiaro, omogeneo, appena velato di colore, ed un contorno alquanto irregolare ed irregolarmente colorato. Sono questi rabditi quei corpicciuoli allungati dei quali ho fatto cenno innanzi e che ho disegnati nella fig. 13 *a*. Nella quale appunto ho voluto mettere a confronto come essi si presentano a fresco e preparati, per dimostrare come, in questo secondo caso, essi si mostrino alquanto diversamente all' aspetto (fig. 13 *a*, *b*). Come si formino mi è stato impossibile osservare; e già difficile mi è riuscito constatarne la presenza nelle sezioni, chè molte serie ho dovuto farne, e di individui fissati e colorati diversamente, prima d' imbattermi su quelle che me li mostrassero così chiaramente evidenti come quelli della serie della quale ho rappresentata una sezione nelle fig. 5 e 13 *b*.

Lo strato interno o enteroderma è costituito anch' esso da un unico strato di cellule allungate, cilindracee (fig. 8, 14, 20, 21), più larghe delle ectodermiche, viste in sezioni, ma più brevi di quelle; esse aumentano gradatamente in altezza dove si continuano con quelle dell' ectoderma, proporzionalmente ed inversamente al decrescere di queste. Misurano in altezza mill. 0,025 ed hanno un diametro di mill. 0,015: il loro grosso nucleo, di mill. 0,001 circa, d' ordinario, occupa la parte basale della cellula. Il protoplasma è molto chiaro, trasparentissimo nelle sezioni, resta del tutto incolore e mostrasi finissimamente granelloso con numerosi vacuoli or grandi, or piccoli. L' aspetto di questo strato interno è così caratteristico, nel suo insieme, che mi richiama alla mente quello di un sottile e delicato merletto. Alla superficie libera di questo epitelio, che guarda la cavità gastrica, si constata la presenza di una distinta cuticola che forma uno straterello non molto alto. La superficie inferiore ed interna del somatoderma, quella che guarda la cavità celomatica, mostra una distinta membrana basale che l' acido osmico ed il liquido di Flemming mettono assai meglio in mostra, così nelle sezioni, come su i preparati in toto (fig. 3, 5, 7, 8, 16, 20). Ma anche a fresco questa membranella basale si lascia ben riconoscere: essa è rappresentata, nelle sezioni ottiche, da una linea scura punteggiata che separa l' ecto-

derma marginale, chiaro, dalla restante parte che si presenta scura (fig. 10, 15, 25, 29, 34, 35). Anche la superficie basilare dell' enteroderma è provveduta di una membrana basale, più sottile di quella ectodermica, come sembra, ma sempre egualmente distinta. Anch' essa si mette meglio in evidenza coi liquidi fissatori surriferiti, ma la si vede egualmente in tutti i preparati così in toto, come di sezioni (fig. 3, 7, 8, 14, 16, 20). Come quella ectodermica può riconoscersi anche a fresco: muovendo la vite essa appare come una netta e recisa linea che limita esternamente l' enteroderma (fig. 15, 29, 35).

Ho esaminato numerosi individui allo scopo, ma non mi è riuscito trovare accenno di differenziazioni in elementi sessuali così nel somatoderma, come nell' enteroderma; nè nel celoma ho mai osservato presenza di elementi cellulari, staccatisi da uno dei due strati, che potessero interpretarsi come tali. La cavità del celoma è sempre distinta; nè vi ha contatto in alcun punto fra i due strati che sono l' uno all' altro concentrici.

Esaminando sul vivo una serie di *Pemmatodiscus* si nota facilmente come essi non sempre conservano la loro forma tipica, ma or si allungano, or si restringono e si contorcono, ravvolgendosi su sè stessi, nella più strana maniera. Formano bitorzoli alla loro superficie con corrispondenti strozzature che queste distinguono dal resto del corpo, e che or restano come appendici di questo, or si ripiegano sul corpo stesso, allungandosi nei modi più diversi; alle volte restano, invece, appena aderenti al corpo per un peduncoletto. Un accenno a questa tendenza a contorcersi si ha già nel modo come essi, per spostarsi, si deformano ondeggiando sui margini, come ho già detto (fig. 25). Nè questi aspetti essi pigliano solamente fuori della cisti, chè dissociando di queste già fissate, o sezionandone se ne trovano molti che hanno assunto le più strane forme. Forme che sono state fissate dal liquido che si è adoperato per ucciderli: nè ciò può attribuirsi ad alterazioni prodotte da questo, perchè di tali forme se ne trovano da per tutto nelle cisti così alla periferia, come nel mezzo. Non tenterò descrivere questi varii e strani aspetti. Mi limito a dar la figura di uno dei più caratteristici nelle fig. 7 e 11; la fig. 7 non è che il preparato in toto per schiacciamento dell' individuo disegnato nella fig. 11; le parti sono, quindi, un poco spostate: ma essa serve a far intendere la fig. 11 dalla quale si può facilmente rilevare quanto possa deformarsi un *Pemmatodiscus*. Un altro esempio di queste modificazioni di forma ho dato nella fig. 9, la quale rappresenta una sezione dorso-ventrale di un individuo, rattrappito, bitorzoluto e con-

torto. In tutte queste modificazioni di forma pigliano parte entrambi gli strati, cosicchè in molti casi, nelle sezioni, gli individui così modificati sembrano costituiti da tante concamerazioni quanti sono i bitorzoli, o le estroflessioni che mostrano. Uno stranissimo caso mi si è presentato in un individuo solitario ospite di una ciste di un tentacolo. L' ho osservato su una serie di sezioni e l' ho ricostruito: dalla fig. 33, risultante da due sezioni consecutive, può aversene un chiaro concetto. Si tratta in questo caso che, nell' enteron del *Pemmatodiscus* che occupa la cisti, si vede un altro individuo più piccolo che tocca col suo somatoderma l' enteroderma del primo, ed è in continuità con questo da uno dei lati della bocca. Questo stranissimo caso io spiego, ammettendo che, un bitorzolo, formatosi, come d' ordinario, a spese dei due strati, in prossimità e dall' uno dei lati della bocca, si è introflesso in questa, allogandosi nell' enteron dell' individuo generatore.

Viene ora il momento di rispondere al secondo quesito rivoltomi dopo aver descritte le cisti. Cioè, come è che possono trovarsi più individui in una medesima cisti, e se questa è una condizione di cose primitiva o secondaria. A priori mi pareva che dovesse trattarsi di una condizione secondaria: quella primitiva dovendo e potendo essere rappresentata dalle cisti con un solo ospite. E ciò, perchè il trovare nelle cisti, contenenti numerosi individui, di tutte le dimensioni, e nelle piccole cisti (fig. 16, 28) contenenti due, tre o pochi individui, sempre uno più grande degli altri, mi ha fatto pensare che i piccoli fossero dei giovani individui prodotti dai grandi. Le cisti a più individui si sarebbero quindi determinate per la proliferazione di un unico individuo primitivamente contenuto in una cisti dilatatasi per accogliere gli altri da esso prodotti. E poichè non sapevo darmi altra spiegazione sul modo come più *Pemmatodiscus* potessero essersi insieme raggruppati in una medesima cisti, essendo questi casi di cisti, direi plurindividuali, troppo numerosi per ammettere la possibilità di aggruppamenti fortuiti, la mia spiegazione aprioristica mi pareva la sola possibile. Molto mi sono industriato per venire a capo della cosa, prima di decidermi ad accoglierla, tantoppiù che contro di essa sorgeva una condizione di fatto — l' assenza di ogni traccia di elementi sessuali — la quale lasciava insoluta la questione del modo come da un solo individuo potessero provenire i molti di una cisti medesima. Un fortunato reperto mi ha aperto la via per la soluzione del quesito e mi ha dato ragione di molti fatti osservati. Fra i molti individui di diverse cisti, fissate con l' acido osmico, che passavo a rassegna, sia di forma tipica, sia più o meno contorti

uno me ne capitò, di mediocre grandezza, che, visto di profilo, mostrava, ai lati della bocca, un piccolo bitorzoletto: questo era separato dal resto del corpo per una strozzatura molto evidente e forte. Così come mi si presentava non mi pareva questo *Pemmatodiscus* differente da altri che avevano aspetto pressocchè simile, ma, esaminandolo dalla faccia boccale, mi avvidi che fra i due pezzi, il principale e l' appendicolare, il bitorzolo aveva la bocca strozzata nel mezzo, in corrispondenza della strozzatura del bitorzolo, a forma di un otto (fig. 12). Ciò mi fece subito avvertito che l' individuo era in divisione; il bitorzoletto con parte della bocca rappresentando l' individuo prodotto della divisione dell' altro al quale era attaccato. Il *Pemmatodiscus* si moltiplica, dunque, per divisione: i numerosi individui di una cisti sono quindi da ritenersi come prodotti di una moltiplicazione schizogamica. A questo reperto dà maggiore importanza l' altro che ho fatto in seguito, che è rappresentato nella fig. 17, cioè un individuo fissato in uno stadio di divisione ulteriore a quello ora descritto, in quanto in esso le due bocche si sono individualizzate, ma il nuovo piccolo individuo è ancora attaccato all' individuo generatore. Ricercando anche sulle serie di sezioni di cisti mi è stato dato di trovarne di quelle contenenti altri individui in divisione racchiusi in queste. Di uno di questi dò le sezioni più importanti della serie nella fig. 31 che valgono a fare intendere la ricostruzione che ne ho fatta nella fig. 32, e ciò per mettere in evidenza il rapporto dei due strati nella divisione ed il loro modo di comportarsi. Queste osservazioni mi hanno condotto a dedurre che probabilmente tutti quei cambiamenti di forma osservati a fresco, e dei quali ho innanzi parlato, non sono altra cosa che dei processi iniziali di divisione. Divisione che non mi è capitata di vedere sul vivo e che forse avrei potuto seguire se mi fosse stato dato di fare un esame più lungo del materiale vivente. Tutte le deformazioni descritte inannzi negli individui fissati potrebbero perciò non essere altro che preparazioni alla divisione, che, considerando certe deformazioni, può ritenersi essere anche multipla. Nè credo che vi sia bisogno che per la divisione debba venir sempre interessata la bocca, potendosi, come mi sembra, staccare dei pezzi nei quali la bocca si riforma dopo secondariamente.

Questi i fatti che ho osservati. Riassumendoli si ricava che il *Pemmatodiscus socialis* è un organismo semplicissimo che corrisponde al tipo fondamentale gastrulare, costituito di due strati di cellule, di due epitelii distinti e nettamente separati l' uno dal-

l' altro da una cavità celomatica; quello esterno alto e cigliato contenente nel suo spessore delle formazioni rabditoidi, molto caratteristiche; quello interno, continuantesi col primo, più basso e privo di ciglia; una bocca distinta cigliata tubolare mette in comunicazione la cavità gastreale con l' esterno. Non mostra traccia di organi ed elementi sessuali, si moltiplica per divisione. Trovato in cisti caratteristiche scavate nel tessuto gelatinoso della *Rhizostoma pulmo*.

Ora quale posto, dopo tutto, occupa quest' organismo nel sistema dei Metazoi?

Da quanto ho detto a proposito del nome proposto per questa forma, si è potuto facilmente arguire come la sua posizione sistematica è lungi dall' essere chiara. Ed il titolo apposto alla presente serie di studii riassume in sè la conclusione di questo primo, dal quale, infine, si ricava che non è possibile dire in proposito nulla di certo.

Il *Pemmatodiscus* — che nulla ha da vedere col *Gastrodes parasiticus* di KOROTNEFF col quale, a prima giunta, sembravami potesse avere delle affinità — può ritenersi rappresenti una forma primitiva che è la più prossima se non l' individualizzazione della forma tipica ideale gastrulare, la *Gastraea*? A giudicare dei fatti in sè, potrebbesi rispondere affermativamente, ma riflettendo su questi, le cose si presentano sotto altro aspetto.

Ogni riserva mi è imposta nel giudizio dallo stato delle conoscenze acquisite sul *Pemmatodiscus* e parmi inutile addentrarmi in una discussione sulle possibili affinità di questa forma, quando dalle mie indagini non mi è possibile dire nulla di concreto. Tanto maggiormente poi, quando da queste e per queste mi è sorto il dubbio — che l' assenza di ogni traccia di elementi sessuali avvalora di troppo — che nel *Pemmatodiscus* più che una forma adulta fosse da riconoscersi una forma larvale, che può essere anche modificata dalle condizioni nelle quali si trova di vivere. Ed in tal caso, a qual metazoo, o meglio a qual tipo di metazoo può una tal larva riferirsi? Non mi dilungo, anche in questo caso, ad esporre le mie speculazioni, quando queste non mi hanno permesso di riconoscere nel *Pemmatodiscus* una larva che possa con certezza riferirsi ad alcuno dei tipi (Poriferi, Celenterati, Platelminti), con le larve dei quali esso può mostrare qualche rassomiglianza.

Può, d' altro canto, parlare decisamente contra la sua natura larvale il fatto che esso si moltiplica per divisione?

Sicchè, concludendo, non solo non si può assegnare al *Pemmatodiscus* alcun posto preciso nel sistema, ma resta ancora il dubbio insoluto se trattasi di forma adulta o di forma larvale. Questa conclusione non mi ha impedito dal pubblicare le mie osservazioni, perchè mi sono con ciò proposto di richiamare l' attenzione su questo interessante organismo per incitare a farne ricerca: augurandomi che possa essere ritrovato ed in condizioni tali da rivelarci appieno l' essere suo.

Cagliari nel Marzo del 1896.

Bibliografia.

Korotneff, A., *Cunoctantha* und *Gastrodes*. in: Zeit. Wiss. Z. 47. Bd. 1888. pag. 650—657. Taf. 40.
—— Zoologische Paradoxen. ibid. 51. Bd. 1891. p. 613—628. Taf. 30, 31.

2. *Treptoplax reptans* Montic.

Nell' agosto del 1892 fui colpito dalla presenza, in uno degli acquarii della Stazione Zoologica di Napoli, di alcuni corpicciuoli, di colorito bianco sporco, o bianco latteo-cilestrino, di varia e diversa forma, misuranti in media, nel loro asse più lungo, mill. 0,70—1,50—2. Questi corpicciuoli, al primo vederli, sembravano grumetti mucosi o gelatinosi, aderenti ai cristalli dell' acquario, frammezzo alle croste di alghe microscopiche e di diatomee che si formano sulle pareti di questi. Osservando da vicino tali corpicciuoli, che ho poi anche ritrovati in altri acquarii, saltuariamente, ora in uno, ora in altro, mi accorsi che essi non conservavano sempre lo stesso aspetto col quale si presentavano (tav. 20 fig. 1 *a*), ma che essi stirandosi e restringendosi, allungandosi e contraendosi, ora in un senso, or in un altro, mutavano incessantemente di forma, assumendo i più strani e diversi aspetti. Nella fig. 2 (1–29) ho ritratte, rapidamente schizzandole, tutte le diverse forme prese da un individuo nel periodo di tempo di un' ora. Essa varrà, assai meglio e più efficacemente di una descrizione, per quanto minuziosa, a dimostrare come e quanto possano mutare di aspetto i suddetti corpicciuoli.

Per la loro piccola mole e pel modo come aderivano al cristallo dell' acquario, mi era difficile di staccarli integri e passarli in un barattolino d' acqua di mare per esaminarli più da vicino. Toccati

dalla punta della pipetta, della quale mi servivo per raccoglierli, il più delle volte, si rompevano e venivano su nella pipetta a brandelli più o meno grossi. Questi brandelli, messi nel barattolino suddetto, dopo poco non mostravano più traccia della lacerazione subita, chè si rimarginavano subito completamente, ed, integrandosi in altrettanti nuovi individui, ripigliavano a muoversi ed a mutare aspetto. Ho voluto riprovare la cosa e, valendomi della punta di un ago, o di un piccolo scalpello, ho tagliati degli individui in pezzi ed ho constatato che, dopo un breve periodo d' immobilità, ciascun pezzetto cominciava di nuovo a muoversi ed a cambiar forma essendosi del tutto ricompletato in un nuovo individuo. Una tale facilità di frammentarsi e ricompletarsi di questi corpicciuoli, ed il loro numero, che mi pareva crescesse nell' acquario, mi fece supporre che potessero moltiplicarsi per divisione. Seguendo, di fatti, l' osservazione di quelli che avevo nel barattolino, mi avvidi che fra i tanti aspetti che un individuo poteva assumere, ve ne erano alcuni, nei quali la massa del corpo si mostrava più o meno strozzata nel mezzo (fig. 2 3, 4, 5, 12). Il più delle volte questo aspetto si risolveva (fig. 2); ma, altre volte, la strozzatura procedeva oltre e la massa del corpo si spostava, direi, intenzionalmente, verso gli estremi che si rigonfiavano maggiormente, stirandosi nel mezzo. Finchè il tratto unitivo delle due masse, diventate del tutto piriformi, fattosi sottile, si spezzava nel mezzo e si determinavano così due masse isolate a forma di pera, a punta ristretta ed allungata, che si allontanavano poco a poco l' una dall' altra, ritirando la punta. Si formavano, così, due nuovi individui che cominciarono subito a mutare aspetto e forma (fig. 29).

I corpicciuoli in esame, col cambiar di forma, strisciavano sul fondo del barattolo, come sui cristalli dell' acquario; e movevansi, così, lentamente, spostandosi da un punto all' altro (fig. 1 *a*). Oltredicchè si ripiegavano sui margini in modo assai caratteristico (fig. 16). Esaminandoli con una lente, mi avvidi, che la superficie, con la quale strisciavano, era tutta cigliata; mentre l' altra era priva affatto di ciglia: ciò di che potetti accertarmi osservandone alcuni in goccia pendente al microscopio, con piccolo ingrandimento. La cigliatura ventrale si vedeva assai bene, quando i corpicciuoli si ripiegavano sui margini, come ho detto innanzi con la superficie ventrale (chè indico così quella cigliata con la quale strisciano) verso la dorsale (che è quella priva di ciglia) (fig. 1 *b*, *c*, 7). Immergendo questi corpicciuoli in un liquido fissatore (ho adoperato il sublimato, l' alcool, il subl. ed acido acetico, e l' acido osmico), si rattrappiscono

tutto ed i margini si sollevano rivolgendosi verso il dorso, esagerando quella condizione di cose constatata sul vivo; assumendo, così, una forma convesso-concava dal ventre al dorso, alle volte assai accentuata. Nelle fig. 6 ed 8 ho rappresentati due individui, visti dal dorso, viventi, ed a luce diretta; nella fig. 9, un piccolo individuo vivente anch' esso, ma visto a luce riflessa per un terzo (piccolo ingrandimento) che mostrava come un nodulo sferoidale nella sua massa. Un tale nodulo, unico, non ho mai più visto in altri individui e disgraziatamente per aver troppo compresso quello che lo possedeva, il nodulo si è disfatto e non ho potuto rendermi conto che cosa fosse.

Osservando uno di questi corpicciuoli viventi, con un mediocre ingrandimento ed a luce riflessa, mi si mostrò come l' ho fedelmente ritratto nella fig. 3. Strisciava con la faccia cigliata, ventrale, sul vetrino portoggetti e la faccia dorsale, priva di ciglia, si mostrava cosparsa di corpuscoli sferoidali, o globuli rifrangenti forte la luce, incolori o celestognoli, numerosi e fitti fra loro. Nella fig. 17 ho rappresentato, a più forte ingrandimento, un pezzettino del margine di questo individuo, per meglio mettere in evidenza i suddetti corpuscoli, o globuli rifrangenti, così come essi si mostravano, e l' arrestarsi della cigliatura, nel punto che la superficie ventrale si continua con la dorsale. Le ciglia, come si vede dalle due figure, sono relativamente brevi, forti e non fitte fra loro, ma alquanto spaziate. Comprimendo leggermente un corpicciuolo di questi, sotto il coproggetti, si ha l' aspetto disegnato nella fig. 4: in essa i corpi rifrangenti, o globuli, sembrano immersi in una massa omogeneamente granellosa e punteggiata; e, naturalmente, sono più allontanati l' uno dall' altro. L' aspetto che presenta l' insieme della massa del corpo è messo ancora meglio in evidenza dalla fig. 16, che mostra un pezzetto di margine di un preparato in toto di un individuo fissato con l' acido osmico. In esso si constata, inoltre, l' azione dell' acido osmico sui globuli rifrangenti: essi, così trattati, mostrano un forte contorno, assai netto, ed assumono una tinta bruniccia come d' adipe annerita dall' acido osmico.

Comprimendo forte e, quasi, dirò, schiacciando, un preparato a fresco ed osservando con forte ingrandimento, mi è riuscito, una sola volta, di vedere come la superficie dorsale è ricoperta da un epitelio appiattito, laminare, fatto di sottili cellule poligonali che mi si rivelarono, come le ho disegnate nella fig. 19. Questo epitelio mi si dimostrò molto differente da quello ventrale, cigliato. Quantunque

di questo, a fresco, non avessi potuto constatare la forma, potetti per tanto notare come le cellule non avevano una cigliatura uniforme. Maggiori particolari di struttura non ho potuto osservare a fresco. Ho visto solo, nello spessore della massa del corpo, una volta, dei corpicciuoli ora più, ora meno grandi, come quelli disegnati nella fig. 23, che, trattati con acido osmico, si annerivano nei margini e pigliavano l' aspetto che ho rappresentato nella fig. 24. Oltre questi corpicciuoli, fra le cellule della massa del corpo, ne ho osservati altri, e non meno di rado: essi sono più piccoli (e li ho visti pure nelle sezioni) ed hanno l' aspetto che ho disegnato nella fig. 27 ritratta da un individuo fissato con acido osmico.

Per completare lo studio di questi strani abitatori degli acquarii di Napoli, ho fatto preparazioni in toto e sezioni di individui variamente fissati: ho avuti ottimi risultati colorando, le une e le altre, con carminio boracico. Dallo studio delle prime e delle seconde ho potuto ricavare intera l' organizzazione di questi esseri. Va notato che, per valermi delle preparazioni in toto, ho dovuto schiacciarle molto, perchè, così disgregati, ho potuto riconoscere i loro elementi costitutivi; ciò che altrimenti non è possibile, per trasparenza, essendo la massa del corpo troppo compatta e spessa per permettere di distinguerli. La figura 21 rappresenta una sezione dorso-ventrale che passa presso uno dei margini. Da questa si ricava come il loro corpo è relativamente spesso (varia questo spessore da mm. 0,03—0,05), ed è costituito di soli elementi cellulari, disposti in tre strati principali, ciascuno dei quali differisce, nella forma e nella struttura delle cellule che lo formano, dagli altri. Cosicchè essi risultano:

1. Da uno strato esterno dorsale, fatto dall' epitelio laminare di grandi cellule appiattite, già descritte a fresco, e che nelle preparazioni in toto e nelle sezioni (tangenziali alla superficie dorsale) si mostrano come le ho disegnate nelle fig. 14 e 25. Esse hanno protoplasma chiaro trasparente, finamente granelloso, che sembra punteggiato, con un nucleo relativamente grande; misurano in media 10—18 μ (in diametro).

2. Da uno strato esterno ventrale, formato dalle cellule cigliate, delle quali ho fatto cenno innanzi, assai fittamente addossate fra loro, allungate, clavate, ristrette verso l' estremo libero, della forma disegnata nelle fig. 15, 18 e 21, che ricordano nel loro insieme un epitelio cilindrico. Hanno protoplasma chiaro, finamente granulare, se viste isolatamente (fig. 15), apparentemente omogeneo e più scuro, se viste in massa; il nucleo è grosso, fortemente colorabile ed

occupa la parte slargata della clava della cellula. La superficie libera ventrale non è uniformemente cigliata, come ho già accennato, ma presenta un unico grosso ciglio flagelliforme (fig. 15, 18). Ciò che spiega, perchè sul vivo la cigliatura della faccia ventrale sembrava non fitta, ma spaziata (fig. 3, 17).

3. Di uno strato intermedio, fatto di grandi cellule di forma varia ed a contorni irregolarmente poligonali, con gli angoli prolungantisi in rami ora più, ora meno accentuati che servono a metterle in connessione fra loro (fig. 20, 21, 22). In questo strato sono allogati i corpuscoli, o globuli rifrangenti, che ho innanzi descritti sul vivo. Essi si trovano immediatamente disotto lo strato esterno dorsale ed addossati alla parete interna di questo epitelio. Sono disposti l' uno accanto all' altro, come i piuoli di una palizzata e, fra essi, intercede un breve spazio che, naturalmente, nelle sezioni, è più breve di quello che si osserva a fresco; e ciò per la contrazione subita dall' animale per l' azione del liquido fissatore. La forma di questi globuli, che a fresco, o nei preparati in toto, sembra sferoidale, nelle sezioni e nei preparati in toto disgregati, si mostra alquanto diversa. Esaminando le figure 11, 12, 13, 21, 26, si vede come, da quel polo, col quale aderiscono, essi sono alquanto più larghi ed appiattiti e, dall' altro, invece, alquanto più ristretti ed allungati; nell' insieme sembrano ovoidali. Hanno aspetto omogeneo e ricordano, lontanamente, le cellule adipose; ciò che ho già accennato innanzi, quando ho detto del modo come essi si comportano con l' acido osmico. Questi globuli restano incolori, o leggermente velati di roseo, dal carminio, mentre, alla loro periferia, si osserva un orlo colorato intensamente, e, verso il polo più ristretto dell' ovoide, opposto a quello col quale aderiscono all' epitelio dorsale, si osserva come una calotta colorata più intensamente, che spesso mostra contenere un corpicciuolo sferoidale addossato alla sferula rifrangente che mi ricorda un nucleo intensissimamente colorato. Considerando questo aspetto e questa struttura, sono venuto nella conclusione che queste sfere rifrangenti sono contenute in cellule modificate ed alterate, nelle quali il nucleo, anch' esso deformato ed alterato, si è ridotto, come il protoplasma residuale, alla periferia della cellula, tutto intorno, ed all' uno dei poli della sferula rifrangente che accogliesi in esse (fig. 11, 12, 13, 20, 21, 26, 28). Queste cellule, e le sfere che contengono, misurano in diametro (maggiore) da 10—15 μ. Fra queste cellule, inglobanti le sferule rifrangenti, si insinuano i prolungamenti anteriori delle cellule dello strato medio in esame,

che si trovano immediatamente disotto le sferule suddette. Queste cellule sono alquanto più allungate delle altre ed a forma di losanghe irregolari, con un angolo che si continua in un lungo prolungamento che è quello, che, passando fra cellula e cellula dei globuli rifrangenti, sembra s' inserisca nell' epitelio dorsale e serve a metterlo in connessione con lo strato medio (fig. cit.). A mettere in connessione questo strato con l' esterno ventrale, valgono le cellule a questo più prossime, le quali, con i loro prolungamenti, s' inseriscono fra le cellule clavate dell' epitelio suddetto e sembrano attaccarsi al dorso di queste col prolungamento che fra di esse si insinua (fig. 21, 30). Le cellule di questo strato medio sono disposte generalmente, come chiaro si rileva dalla fig. 21, in tre ordini; esse hanno struttura assai caratteristica: il loro nucleo è grande e ne occupa la parte centrale, il loro protoplasma a grani, o fiocculi grossi, nell' insieme, appare spugnoso e si colora più forte che quello delle cellule degli altri due strati del corpo (fig. 22). Fra i granuli si notano vacuoli ora più, ora meno grandi. Esse misurano 7—20 μ.

Non saprei dire se i corpicciuoletti osservati nella massa del corpo e descritti innanzi (fig. 23, 24, 27) sieno degli inclusi cellulari: ma non vorrei assolutamente, con questo, negare che possano considerarsi tali.

Altro non mi è riuscito di vedere circa l' organizzazione di questi esseri: non traccia di fibre muscolari, costituenti una muscolatura cutanea; non organi od elementi sessuali; non organi di senso, nè alcuna differenziazione nervosa.

Cosicchè, riassumendo i fatti osservati, si ha che questi corpicciuoli sono degli esseri semplicissimi, costituiti da tre strati di cellule: uno esterno dorsale, fatto di cellule appiattite laminari, prive di ciglia, uno esterno ventrale di cellule allungate, clavate, fornite di un ciglio breve flagelliforme, ed un altro intermedio di grandi cellule irregolarmente poligonali, disposte in tre ordini, in connessione fra loro e con gli altri due strati dorsale e ventrale. Nello strato intermedio si osservano, aderenti alla superficie inferiore dello strato dorsale, numerosi corpuscoli, o sferule (globuli) rifrangenti, racchiusi in altrettante cellule modificate, costituenti uno strato fitto. Questi esseri vivono aderenti alle pareti degli acquarii della Stazione Zoologica di Napoli, strisciando alla superficie dei cristalli con la loro faccia cigliata. Mutano incessantemente di forma, alla maniera di ameba. Si moltiplicano dividendosi.

Dalla descrizione che ora ho data di questo semplicissimo e strano Metazoo, si può facilmente rilevare come esso mostra, per l' insieme delle sue caratteristiche, pel modo come si moltiplica, per le sue condizioni biologiche, una grande affinità e rassomiglianza col *Trichoplax adhaerens* di Schulze (1—3). Ma, per altro, da questo assai differisce e, principalmente per l' assenza di ciglia nell' epitelio dorsale, per l' assenza di noduli (höckerigen Knollen), per il numero maggiore dei corpuscoli rifrangenti, per il diverso modo di essere dello strato intermedio, per la forma dell' epitelio ventrale. Queste differenze non permettono, evidentemente, di identificarlo con il *Trichoplax*. Ond' io ho ritenuto che la forma, da me trovata negli acquarii della Stazione Zoologica di Napoli, dovesse considerarsi del tutto diversa da quella dello Schulze. E, considerando che, come il *Trichoplax*, essa ha l' aspetto di una laminetta, per ricordare questa caratteristica ho conservato nella etimologia del nome che ho imposto a questa nuova forma, la voce *πλαξ* (lamina), ed ho solo mutata la radicale *θριξ* (ciglia che si riferiva alla caratteristica della due facce), in *τρεπτός* (mutevole) che si riferisce, invece, alla caratteristica del mutare incessantemente di forma, che parmi, nella nuova specie, ancora più accentuata che nel *Trichoplax*. Ho chiamato, dunque, questo nuovo organismo *Treptoplax reptans*, volendo ricordare col nome specifico il suo modo di vivere strisciando lungo le pareti degli acquarii. E ne ho esposte le caratteristiche principali in una nota preliminare riassuntiva (nel 1893) per prender data (v. Bibliogr.). Ho aspettato per dare alla luce il lavoro completo, sperando di poter seguire più a lungo lo studio di questa strana forma per vedere se e quali modificazioni ulteriori potesse subire e se vi si determinassero elementi sessuali. Ma, poichè non sono stato più fortunato col *Treptoplax*, di quello che è stato lo Schulze per il *Trichoplax*, e poichè ora sembra da qualche tempo scomparso, mi son deciso a pubblicare le mie osservazioni, augurandomi di ritrovarlo, ed in condizioni da permettermi di apportare nuovi contributi per la sua migliore conoscenza[1].

[1] Circa questo apparire e scomparire che fanno molti animali nei bacini degli acquarii ho fatto non poche curiose osservazioni nella Stazione Zoologica di Napoli, sia nelle vasche degli acquarii, sia in bicchieri con acqua presa dal mare direttamente (con dentro alghe e pietre), sia in bicchieri ripieni d' acqua ricavata dalle vasche degli acquarii con entro la raschiatura di queste. Questi bicchieri possono conservarsi a lungo, purchè coverti, e dentro vi si

Il *Trichoplax adhaerens* è stato trovato per la prima volta dallo Schulze nel 1883 negli acquarii dell' Istituto zoologico di Graz. Nella sua nota pubblicata nello Z. Anzeiger (1) egli ne ha data una particolareggiata descrizione, esprimendo il dubbio, fondato su alcune sue osservazioni, che il *Trichoplax* si moltiplicasse per divisione. Ha discusso poi la possibilità che si trattasse di una forma larvale, escludendola. Circa alla sua posizione sistematica, lo considerò come una forma isolata da collocarsi nel più basso della scala dei Metazoi. Chè egli faceva notare come non poteva considerarsi, per la presenza di tre strati distinti, che un Metazoo, e non poteva, da altro canto, riferirsi nè ai Poriferi (Spugne), nè ai Celenterati (Cnidaria), specialmente per la mancanza di simmetria raggiata e di cnidocisti. Quanto alla possibilità che fosse un Verme egli ancora l' escludeva, perchè il *Trichoplax* non mostrava simmetria bilaterale, mancava di sistema escretore, e per l' assenza completa di un sacco muscolare cutaneo.

---

sviluppa una ricca microfauna e non è raro il caso di vedere apparire e poi scomparire forme non prima trovate, o nuove del tutto. Così è che recentemente ho trovato uno Ctenodrilide, differente dallo *Ctenodrilus serratus* O. Schmidt, che si rinviene comunemente e spesso abbondantissimo, ma saltuariamente così in questi bicchieri che lungo le pareti delle vasche degli acquarii. Questo Ctenodrilide appartiene al genere *Zeppelinia*, l' unico rappresentante del quale è la *Z. monostyla* trovata finora solamente dallo Zeppelin negli acquarii marini dell' Istituto zoologico di Friburgo, ma da questo differisce essenzialmente per grandezza, numero di segmenti ed altre caratteristiche anatomiche, nonchè per la forma delle setole. Sicchè esso rappresenta una nuova specie che dalla dentatura delle setole chiamo *Z. dentata*. Così pure nell' ottobre del 1894, in un altro bicchiere, ho rinvenuto un Dinofilide molto caratteristico, che vi ha deposte anche le uova. Esso ricorda il *D. gyrociliatus* Schmidt ed il *pygmaeus* Verr., ma è ermafrodito, mentre tutti gli altri descritti finora sono a sessi distinti ed alcuni presentano anche un dimorfismo sessuale molto caratteristico. Ed ancora nell' inverno del 1894 comparve, in uno dei bacini della camera dove io lavaravo, un piccolo idroide che potette facilmente essere identificato con l'*Acharadria larynx* Wright (1863) di Ilfracombe. Questa specie non era stata mai più ritrovata, tanto che l'Allman credette potesse trattarsi di una forma giovane di *Tubularia larynx*; nè tampoco se ne poteva sospettare l' esistenza nel Mediterraneo. Ora è scomparsa, perchè hanno pulito quel bacino, ma ne ho molti esemplari conservati: quantunque l' avessi seguita per un anno formare colonie numerose, non mi è riuscito di vedere determinarsi i gonofori. Per finire citerò un' altra specie che nell' inverno del 1893 è apparsa numerosa in uno dei bacini del grande laboratorio e vi ha deposto le uova, permettendomi di seguirne tutto lo sviluppamento: voglio dire dell' *Ophryotrocha puerilis* Clap. e Meczn. (= *O. Claparèdi* Studer) che prima io avevo trovato (nel 1893) nella cavità del corpo delle *Cucumaria Planci* (vedi Monit. Z. Ital. Tomo 3 1892).

In una recensione riassuntiva di questo lavoro, pubblicata nello stesso anno, nel Kosmos, il relatore (anonimo) si domanda se non è possibile riconoscere nel *Trichoplax* una larva di Spugna, »die unter den abnormen Verhältnissen, wie sie in einem kleinen Aquarium doch unzweifelhaft für ein solches Wesen bestehen, verhindert war, sich zur fertigen Form zu entwickeln, gleichwohl aber wenigstens einige Charaktere der letzteren zu erwerben vermochte«, esponendo quali egli reputa caratteristiche di forma adulta, quali di larva. Questa interpetrazione di larva di spugna anomala, data dal anonimo relatore, non è stata nè accolta, nè discussa. I trattatisti, che han tenuto conto del *Trichoplax*, come il Lang[1], si sono limitati a considerarlo come una forma affine ai Gastreadi e l' hanno collocato come un' appendice a questo gruppo, e tutti quelli che hanno poi studiato da vicino il *Trichoplax* e discussa la sua posizione sistematica hanno creduto, invece, che esso dovesse piuttosto riferirsi al tipo dei Vermi e fosse una forma di Turbellario molto basso nella serie (Acelo); e per alcuni, una forma iniziale, per altri una forma degenerata, o regredita di questi. Solo l' Hatschek[2] ha notato come esso ricordi la gastrula appiattita delle spugne (die flache Gastrula).

Il Noll è stato il primo a sostenere che il *Trichoplax* dovesse considerarsi come un Verme (Turbellario). Egli lo ha ritrovato lungo le pareti dei suoi acquarii ed ha riassunte in una breve nota le sue osservazioni sia sulla struttura, sia sul processo di divisione che ha seguito dal principio alla fine; ciò che non era stato dato di fare allo Schulze. Dalle quali conclude che il *Trichoplax* per le sue caratteristiche, per la presenza in esso da lui osservata di un otolite, come quello che si trova anche nei Turbellarii inferiori (Acoela), deve considerarsi come un »sehr einfach gebauter Wurm, der den Wurmtypus in seiner einfachsten Form repräsentirt«. Ma il Noll nelle sue note e disegni, communicati al Graff, e da questi riportati, a proposito delle sue osservazioni sul *Trichoplax*, dubita che vi sia realmente un otolite. Ed il Graff stesso non è riuscito a riconoscerne la presenza; ciò egli deplora, perchè, a suo credere, la presenza di un otolite rappresentava un dato importante per permettergli di stabilire l' affinità del *Trichoplax* con gli Aceli e per determinarne i rapporti di simmetria.

[1] Lehrbuch der vergleichenden Anatomie pag. 58.
[2] Lehrbuch der Zoologie pag. 245.

Il Graff (1891) ha fatto le sue ricerche sopra esemplari raccolti dal Grobben negli acquarii dell' istituto Zoologico di Vienna. Anche egli da queste rileva una grande corrispondenza di struttura fra il *Trichoplax* e gli Aceli: ritiene per omologhe delle glandole cutanee degli Aceli le »massenhaften Glanzkugeln« del *Trichoplax*, vuol vedere nelle cellule fusiformi del mesenchima dello strato intermedio delle cellule muscolari corrispondenti a quelle della muscolatura dorso-ventrale degli Aceli (del parenchima), ed esprime il dubbio che nelle cellule gialle (höckerigen Knollen), »grünlich-gelben Knollen« dello Schulze, possano riconoscersi delle zooclorelle. Al Graff è riuscito pure di vedere, a fresco, nel *Trichoplax*, un sacco muscolare cutaneo fatto di due strati che si tagliano ad angolo retto, ma egli nota che le fibre sono così sottili che non ha potuto constatarle nelle sezioni transverse. Dalle sue osservazioni il Graff conclude che il *Trichoplax* debba ritenersi come il rappresentante del »niedersten Acoelen-Gruppe, der zudem noch die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zukommt« e che esso »eine Vorstufe der Acoela darstellt, welche direct zu den Gasträaden hinführt«. Quanto ad assegnargli un determinato posto nel sistema, il Graff crede che ciò non possa farsi finchè non si ritrovi la forma sessuata, che egli ritiene debba una volta rinvenirsi, come fu rinvenuta quella dei Rabdoceli Macrostomidi, dei quali pure, prima, non si conoscevano che solamente forme che si moltiplicavano per divisione.

Nello stesso anno che il Graff giungeva a queste conclusioni lo Schulze pubblicava un lavoro completo, accompagnato da una tavola, sul *Trichoplax* (2). In questo studio egli si è valso, sia del materiale da lui raccolto negli acquarii dell' Istituto zoologico di Graz, sia di esemplari inviatigli da Vienna, dal Grobben. E poichè tanto gli acquarii di Graz, quanto quelli di Vienna sono alimentati da acqua di mare di Trieste, egli conclude che i *Trichoplax* provengono dal golfo di Trieste. Premesse alcune osservazioni sulla forma, sull' aspetto esterno, sulla mutabilità, sui movimenti, sulla biologia ed altre d' indole generale, lo Schulze dà una particolareggiata descrizione istologica dei tre strati di cellule che costituiscono il corpo del *Trichoplax*. Col più diligente esame non gli è riuscito vedere l' otolite descritto dal Noll, e crede possa essere stato scambiato per otolite uno dei più grossi corpi rifrangenti ed eccezionalmente grande. Alla parte istologica fa seguito la descrizione del processo di divisione, osservando che questo rappresenta una forma molto primitiva e semplice di divisione, una vera architomia (Wagner).

L' A. dopo ciò ritorna sulla quistione della possibilità, esclusa nella sua prima nota, che il *Trichoplax* sia una forma larvale, osservando che, se con certezza questa possibilità non può escludersi, le sue prolungate osservazioni accrescono la probabilità che non si tratti di una larva; nè gli sono note larve somiglianti di Spugne, Cnidarii e Vermi. Combatte l' opinione di Ehlers che possa trattarsi di una forma paranomala, dovuta alla vita ed allo sviluppo negli acquarii, notando come, negli stessi acquarii, dove si trovava il *Trichoplax*, vivevano e si sviluppavano normalmente numerose altre specie di animali marini. In un' appendice al lavoro discute le osservazioni del Graff, pervenute a sua conoscenza dopo di aver completato il suo lavoro. Circa la presenza di un sacco muscolare cutaneo, quantunque non gli sia riuscito di vederlo, egli non vuol assolutamente negarne l' esistenza. Osserva, per altro, che potrebbe trattarsi, invece, di prolungamenti filiformi delle cellule stellate del mesenchima che si trovano immediatamente sopra l' estremità superiore (prossimale) dell' epitelio cilindrico ventrale, prolungamenti che mancano sotto l' epitelio appiattito del dorso.

Circa alla omologia ammessa dal Graff dei corpi rifrangenti con le glandole cutanee degli Aceli, lo Schulze non è d' accordo col Graff. Sembragli, pertanto, importante la possibilità, ammessa dal Graff, che le »grünlich-gelben Knollen« siano delle zooclorelle; in favore di che, a parer suo, parla »außer ihrem Bau und ihrer ganzen Erscheinung das erhebliche Schwanken ihrer Zahl und Größe«.

Quanto poi alle conclusioni sistematiche alle quali perviene il Graff, lo Schulze, pur non volendole negare, crede »die systematische Stellung desselben so lange für unsicher, bis seine Entwicklungsgeschichte festgestellt sein wird«.

Recentemente il Böhmig (1895), parlando della filogenia degli Aceli nel suo lavoro sugli *Haplodiscus*, scrive di non poter accogliere le conclusioni del Graff sul *Trichoplax*, perchè, piuttosto che riconoscere in esso un Acelo primitivo, egli »müsste dieses Thier, falls es sich noch als ein acöles Turbellar erweisen sollte, als eine secundär stark veränderte und rückgebildete Form ansehen«[1].

---

[1] L' Apáthy nelle sue Kritische Bemerkungen über das Frenzelsche Mesozoon *Salinella*. in: Biol. Centralbl. 12. Bd. 1892 pag. 108—123, discutendo della maniera di formazione dell' endoderma (fisiologicamente più semplice e geneticamente probabilmente più antica) per immigrazione di cellule ectodermali

Dal riassunto storico delle nostre conoscenze sul *Trichoplax* si ricava facilmente che gli autori son lungi dall' essere di accordo sul posto che gli spetta fra i Metazoi e che, date le conoscenze che se ne hanno, non è possibile dir nulla di certo sulla sua posizione sistematica, e non è esclusa del tutto la possibilità che si tratti di una forma larvale.

Esaminiamo ora comparativamente il *Trichoplax* ed il *Treptoplax*. Quantunque questa forma differisca per le caratteristiche essenziali, innanzi ricordate, dal *Trichoplax*, non si può non riconoscere che essa è fatta fondamentalmente sullo stesso tipo di questo. Come il *Trichoplax*, difatti, il *Treptoplax* è costituito da tre strati di cellule fra loro diversi; come quello ha una superficie dorsale, rappresentata da un epitelio appiattito, laminare, differente dalla ventrale, fatta di un epitelio cilindroide con cellule aventi un solo ciglio flagelliforme, con la quale aderisce e striscia. Come il *Trichoplax*, la nuova forma ha uno strato intermedio di cellule nel quale sono allogati, in prossimità dell' epitelio dorsale, i globuli rifrangenti contenuti e racchiusi in cellule modificate. Come il *Trichoplax*, il *Treptoplax* non presenta organi di sorta, nè accenno di elementi sessuali; come quello, infine, esso cambia incessantemente di forma e si moltiplica per divisione. Mancherebbe, pertanto, nel *Treptoplax* la muscolatura somatica descritta dal Graff; ed alle cellule del mesenchima, così come son fatte e disposte, non si può attribuire il valore di elementi muscolari dorso-ventrali, che attribuisce il Graff alle cellule allungate del mesenchima del *Trichoplax*. Va, per altro, notato che lo Schulze interpetrerebbe diversamente, come si è visto, le fibre osservate dal Graff. Alla quale interpetrazione darebbe peso l' assenza di una muscolatura somatica in una forma così affine, come il *Treptoplax*. Mancano ancora nel *Treptoplax* le »höckerigen

---

nella cavità della blastula, sembra, se bene intendo le sue parole, voglia riconoscere nel *Trichoplax adhaerens* una forma coloniale di Protozoi che, come la *Salinella salve*, ha una superficie ventrale differente dalla dorsale. Ciò che in questo caso, come in quello del *Trichoplax*, è il risultato immediato della vita strisciante e non costituisce una condizione organica superiore a quella dei *Volvox*. Egli, di fatti, dopo aver accennato alle colonie di *Volvox*, ricordata come colonia la *Salinella* e cercato di spiegare come possano essere immigrate nella cavità della colonia, in forme coloniate così fatte, delle cellule ectodermiche fattesi libere e divenute ameboidi, dice che il *Trichoplax adhaerens* è possibile corrisponda a questo stadio nel quale, mancando la comunicazione tra la cavità interna e l' esterno, alle cellule migrate nella cavità manca ogni ragione per disporsi secondariamente in forma di epitelio.

Knollen« sulla interpretazione delle quali, come zooclorelle, convengono il Graff e lo Schulze.

Dal che, date le affinità, ora messe in evidenza, si ricava che il *Trichoplax*, con il ritrovamento che ho fatto del *Treptoplax*, non resta più una forma isolata, come si credeva. E questo contribuisce a mettere in miglior luce quello; in quanto, a parer mio, la possibilità che il *Trichoplax* sia un Turbellario acelo, per quanto basso nella serie di questi, o regredito (Böhmig), possibilità messa recentemente in dubbio, come si è visto innanzi, dal Böhmig, viene ad essere del tutto esclusa. E ciò perchè l' assenza di un sacco muscolare cutaneo nel *Treptoplax* conduce, per quel che ho detto, a negarne l' esistenza nel *Trichoplax*, e toglie così un valido argomento a sostegno dell' opinione del Graff.

Data l' affinità del *Trichoplax* col *Treptoplax*, dà essa nuovi argomenti per rintracciare e stabilire la posizione sistematica di entrambi? L' assenza di ogni elemento sessuale, nei due, dà adito al sospetto che possa trattarsi di una larva, o, per lo meno, non lo esclude del tutto; contro la quale interpretazione di forma larvale può opporsi, per altro, il fatto che essi si moltiplicano per divisione. Ma può escludersi del tutto la possibilità che ciò avvenga in una larva? La struttura del *Treptoplax*, e specialmente quella dello strato medio, mi spingerebbe a tener conto delle considerazioni che l' anonimo relatore del Kosmos faceva circa la possibilità che il *Trichoplax* fosse una larva di Spugna, per quanto modificata, ed alla rassomiglianza con queste accennata dal Hatschek, applicandole al *Treptoplax*. Dal che ne verrebbe che entrambe le due forme sarebbero da ritenersi delle giovanissime forme larvali di Spugne. Escludo assolutamente la possibilità che essi rappresentino forme larvali di altri Metazoi inferiori (Celenterati, Turbellari). Ma molte considerazioni su tutta l' organizzazione delle due forme non mi permettono di ammettere decisamente la possibilità innanzi accennata, dato anche il fatto, che osserva lo Schulze, una competenza al riguardo, che larve di Spugne della forma del *Trichoplax* (e del *Treptoplax*) non si conoscono. Quello che posso dire è che, certo, nulla ci autorizza a ritenere in queste due forme degli esseri paranomali dovuti alla vita ed allo sviluppo negli acquarii. Come ha osservato Schulze per il *Trichoplax*, parla evidentemente contro questa probabilità ammessa dall' Ehlers[1] il fatto che negli stessi acquarii, dove si trovano il

[1] Ehlers, E., Zur Auffassung des *Polyparium ambulans* Korotneff. in: Zeit. Wiss. Z. 45. Bd. 1887 pag. 496—497.

Trichoplax ed il *Treptoplax*, vivono vita normale e si sviluppano normalmente moltissimi altri Metazoi che nulla presentano nello sviluppo e nella forma di paranomalo. E finora, da canto mio, devo dire che per l' esperienza di osservazioni seguite sia sulla biologia, che sullo sviluppo di animali più diversi viventi in acquarii, non ho mai riconosciuti casi di forme paranomale dovute alla azione della vita negli acquarii[1]. Ond' io mi domando se veramente questa eserciti una tale influenza modificatrice della forma e sullo sviluppo degli animali (almeno per quelli inferiori) che vi abitano.

Concludendo, dunque, questo studio sul *Treptoplax* devo rispondere negativamente alla domanda che mi sono rivolta e riconoscere che non è possibile finora, anche al *Treptoplax*, come al *Trichoplax*, di assegnare un posto determinato fra i Metazoi. E, come ben notava lo Schulze per il *Trichoplax*, la posizione sistematica di questi due esseri ci sarà sempre sconosciuta, finchè non avremo trovata la forma sessuata di entrambe e potremo seguirne lo sviluppo dall' uovo.

Dalle mie ricerche, esposte in questi due studii, sul *Pemmatodiscus socialis* e sul *Treptoplax reptans* — che mi hanno condotto a rintracciare e stabilire i rapporti di questo col *Trichoplax adhaerens* — risulta che ci sono note ora tre forme, alle quali non è possibile, per le conoscenze che di esse attualmente abbiamo, di assegnare un posto ben determinato nel sistema dei Metazoi. Sono quindi delle forme che stanno sospese, come in una sorta di limbo, ed è uopo aspettare che meglio ci si rivelino per poter dire una parola concreta e decisiva sulla loro posizione sistematica.

Il titolo che ho premesso a questi studii, riunendoli insieme, può essere, ed è, al tempo stesso la conclusione di tutto il lavoro. In quanto con esso ho voluto appunto esprimere come, dagli studii fatti, queste forme, *Trichoplax*, *Treptoplax*, *Pemmatodiscus*, non ci sono ancora chiare alla intelligenza, sono di incerta, di dubbia classificazione, sono degli Adelotacta Zoologica.

Cagliari nel Maggio del 1896.

---

[1] Ciò ho già detto a proposito dell' *Ophryotrocha* (v. Monit. Z. Ital. Anno 3 1892 pag. 254).

Bibliografia.

1. Anonimo, *Trichoplax adhaerens.* in: Kosmos Dresden 13. Bd. 1883 pag. 317—320.
2. Böhmig, L., Die Turbellaria acoela der Plankton-Expedition. in: Ergeb. Plankton Exp. Bd. 2. H.g. 1895.
3. Graff, L. von, Die Organisation der Turbellaria acoela. Leipzig 1891. pag. 51 e 52.
4. Monticelli, Fr. Sav., *Treptoplax reptans* n. g. n. sp. in: Atti Accad. Lincei Rend. (5) Vol. 2 Sem. 2 1893 pag. 39—40.
5. Noll, F. C., Über das Leben niederer Seethiere. in: Ber. Senckenberg. Ges. Frankfurt f. 1890 pag. 85—87.
6. Schulze, Fr. Eilh., **1.** *Trichoplax adhaerens* n. g. n. sp. in: Z. Anzeiger 6. Bd. 1883 pag. 92—97.
7. —— **2.** Über *Trichoplax adhaerens.* in: Abh. Akad. Berlin 1891 23 pag. Taf.

Spiegazione delle figure delle tav. 19 e 20.

Le cifre rappresentano approsimativamente l' ingrandimento vero dei disegni, non quello dei sistemi.

Tavola 19.

Tutte le figure ad eccezione delle fig. 1, 2, 18, 19, 30, 34 sono state ritratte col sistema Zeiss e con la camera chiara Dumaige. Lunghezza del tubo 160; piano di disegno all' altezza del piano del microscopio.

Fig. 1. Cisti di mediocre grandezza contenente parecchi *Pemmatodiscus*, osservata con la lente Zeiss 2 del Microscopio a dissezione e ritratta ad occhio.

Fig. 2. *Rhizostoma pulmo* che conteneva le cisti di *Pemmatodiscus*, impicciolito di molto, per mostrare l' aspetto che assumeva per la presenza di queste.

Fig. 3. *Pemmatodiscus* isolato, fissato col sublimato e colorato con paracarminio. $\frac{2}{AA}$ contorni, particolari $\frac{2}{C} - \frac{2}{E} \times 55$.

Fig. 4. Figura d' insieme in tre diversi aspetti: *a.* di sopra, *b.* di profilo, *c.* dalla faccia boccale. $\frac{2}{AA} \times 55$.

Fig. 5. Strato esterno ectodermico: sezione sottilissima di un *Pemmatodiscus* fissato col sublimato e colorato con la miscela colorante del Biondi. $\frac{2}{1/12} \times 600$.

Fig. 6. Porzione periferica dell' ectoderma: sezione sottilissima di un individuo fissato col liquido di FLEMMING e colorato con paracarminio. $\frac{3}{1/12} \times 800$.

Fig. 7. *Pemmatodiscus* ravvolto su sè stesso: preparazione microscopica fatta in glicerina dell' individuo disegnato nella fig. 11: questo è di quelli fissati con l' acido osmico. $\frac{3}{AA} \times 80$.

Fig. 8. Sezione transversa, seconda il suo asse maggiore, di una cisti in sito nel tessuto gelatinoso del cappello del *Rhizostoma*; da un pezzetto di questo fissato con sublimato e colorato col picrocarminio. $\frac{3}{AA} \times 80$.

Fig. 9. Sezione transversa di un *Pemmatodiscus* involuto, di una cisti trattata come la precedente. $\frac{3}{AA} \times 80$.

Fig. 10. *Pemmatodiscus* di mediocre grandezza come si presenta vivente e con le ciglia in movimento; visto dalla faccia boccale. $\frac{2}{C} \times 160$.

Fig. 11. Figura d' insieme dell' individuo della preparazione rappresentata nella Fig. 7. $\frac{2}{aa} \times 40$.

Fig. 12. *Pemmatodiscus* in divisione, ritratto da un individuo fissato con acido osmico: *a* dalla faccia boccale, *b* di profilo. $\frac{2}{aa} \times 40$.

Fig. 13. Rabditi esaminati: *a* a fresco $\left(\frac{3}{E} \times 480\right)$, *b* su di una sezione dell' ectoderma (v. Fig. 5). $\frac{4}{1/12} \times 1050$.

Fig. 14. Strato interno (endoderma) di un individuo trattato come quello della fig. 5; sezione sottilissima. $\frac{3}{1/12} \times 800$.

Fig. 15. Piccolo *Pemmatodiscus* vivente, osservato dal dorso. $\frac{2}{C} \times 160$.

Fig. 16. Sezione transversa di un tentacolo di *Rhizostoma* contenente delle cisti con un solo e con due individui: trattamento del pezzo con sublimato; colorazione con picrocarminio. $\frac{2}{AA} \times 55$.

Fig. 17. *Pemmatodiscus* dopo la divisione: il pezzo divisosi è ancora aderente all' altro dal quale proviene: l' individuo è fra quelli fissati con acido osmico. $\frac{1}{aa} \times 25$.

Fig. 18 e 19. Aspetti diversi del margine del *Pemmatodiscus* osservato vivente, descritto a pag. 437 (ad occhio).

Fig. 20. Sezione transversa che passa per la bocca (dorso-ventrale) di un *Pemmatodiscus* fissato col liquido di KLEINENBERG e colorato con paracarminio. $\frac{4}{C} \times 300$.

Fig. 21. Pezzetto di endoderma visto di fronte, da un individuo fissato con liquido di FLEMMING e colorato con paracarminio. $\frac{3}{E} \times 480$.

Fig. 22 e 23. Aspetti diversi dei rabditi di individui fissati o con acido osmico e colorati con paracarminio (22), o con sublimato e colorati con ematossilina (23). $\frac{4 \text{ o } 3}{1/12} \times$ 1050 o 800.

Fig. 24. Spaccato dorso-ventrale di un *Pemmatodiscus*; ricostruzione da sezioni macro- e microscopiche. $\frac{2}{AA} \times$ 55.

Fig. 25. Due individui in movimento, dal vivo. $\frac{2}{AA} \times$ 55.

Fig. 26. Aspetto di una cisti vuota in un pezzetto di tessuto gelatinoso di *Rhizostoma* fissato con acido osmico. $\frac{2}{aa} \times$ 40.

Fig. 27. Aspetti diversi che assume la bocca. $\frac{2}{C} \times$ 160.

Fig. 28. Cisti contenente tre esemplari: non vi sono tramezzi in essa, come in quella che ne contiene due, disegnata nella figura 16. $\frac{1}{aa} \times$ 25.

Fig. 29. Un piccolo individuo in moto che deforma la bocca. $\frac{2}{A} \times$ 55.

Fig. 30. Pezzetto del lembo del cappello della *Rhizostoma* che contiene parecchie grandi cisti, ciascuna con più individui; molto ingrandito.

Fig. 31 e 32. Sezioni successive di un indivuo in divisione fig. 31, ricostruito nella fig. 32, trovato in una cisti fissata col sublimato ed alcool e colorato con picrocarminio. $\frac{2}{AA} \times$ 55.

Fig. 33. Individuo contenuto in una cisti di un tentacolo, trattato come quello della fig. 16 e colorato con la miscela di Biondi, con pezzetto sacciforme invaginatosi nel cavo gastreale. $\frac{1}{C} \times$ 110.

Fig. 34. Aspetto caratteristico del *Pemmatodiscus* visto dalla faccia boccale.

Fig. 35. *Pemmatodiscus* come si presenta schiacciato leggeremente. $\frac{2}{A} \times$ 55; particolari $\frac{2}{E}$.

Tavola 20.

Quando non vi sono altre indicazioni s' intendano eseguite le figure col sistema Zeiss; lunghezza del tubo 160; piano di disegno all' altezza del tavolino del microscopio, per quelle ritratte con la camera chiara Dumaige.

Fig. 1. *Treptoplax reptans*, ritratti dal vivo con la lente del Microscopio a dissezione Zeiss: *a* più individui sotto diverso aspetto, *b* e *c* due individui di molto ingranditi.

Fig. 2. Una serie continua di mutazioni di forma e di aspetto di un individuo solo durante 60 minuti; seguita con la lente (come sopra).

Fig. 3. Un individuo osservato vivente a luce riflessa. $\frac{2}{A} \times$ 55.

Fig. 4. Altro individuo alquanto compresso, osservato a fresco. $\frac{2}{A} \times$ 55, $\frac{2}{E} \times$ 370.

Fig. 5. Altro individuo fissato con sublimato (luce diretta). $\frac{1}{A} \times 40$.

Fig. 6. 7. 8. Tre individui osservati viventi a luce diretta. $\frac{2}{a} \times 18$.

Fig. 9. Individuo osservato vivente a luce riflessa e diretta. $\frac{1}{A} \times 40$.

Fig. 10. Altro individuo fissato con sublimato (luce diretta). $\frac{1}{A} \times 40$.

Fig. 11. Pezzetto di sezione ottica dorso-ventrale (lato dorsale), da un preparato in toto schiacciato. $\frac{3}{1/12} \times 800$.

Fig. 12. Pezzetto di sezione ottica dorso-ventrale (lato dorsale), da un preparato in toto schiacciato. $\frac{5}{1/12} \times 1200$.

Fig. 13. Pezzetto di sezione ottica dorso-ventrale (lato dorsale). $\frac{4}{1/12} \times 1050$, camera chiara.

Fig. 14. Quattro cellule dell' epitelio dorsale, da un preparato in toto schiacciato. $\frac{4}{1/12} \times 1050$, camera chiara.

Fig. 15. Due cellule dell' epitelio ventrale, da un preparato come sopra. $\frac{3}{1/12} \times 800$, camera chiara.

Fig. 16. Porzione marginale di un individuo schiacciato, osservato dopo trattamento con acido osmico. Apoc. $\frac{8}{16} \times 125$ (?).

Fig. 17. Porzione marginale dell' individuo disegnato nella figura 3.

Fig. 18. Pezzetto di epitelio ventrale, da una sezione dorso-ventrale. $\frac{3}{1/12} \times 800$, camera chiara.

Fig. 19. Epitelio dorsale, osservato a fresco. Apoc. $\frac{18}{4} \times 1125$ (?).

Fig. 20. Pezzetto di una sezione obliquo tangenziale dorso-ventrale (lato dorsale). $\frac{4}{1/12} \times 1050$, camera chiara.

Fig. 21. Pezzo di sezione dorso-ventrale verso il margine del corpo. $\frac{2}{1/12} \times 600$, camera chiara.

Fig. 22. Cellule dello strato intermedio del corpo, da una sezione. $\frac{5}{1/12} \times 1200$.

Fig. 23. Corpo osservato fra le cellule intermedie di un individuo a fresco. Apoc. $\frac{8}{4} \times 500$ (?).

Fig. 24. Altri due corpicciuoli simili trattati con acido osmico. Apoc. $\frac{12}{4} \times 750$ (?).

Fig. 25. Epitelio dorsale, da un preparato con carminio boracico, sistema Hartnack $\frac{2}{8} \times 300$ (?).

Fig. 26. Pezzetto dal lato dorsale di una sezione dorso-ventrale. $\frac{2}{1/12} \times 600$, camera chiara.

Fig. 27. Altri corpicciuoli trovati fra le cellule dello strato intermedio, trattati con acido osmico. Apoc. $\frac{12}{4} \times 750$ (?).

Fig. 28. Sezione tangenziale alla superficie dorsale. $\frac{5}{1/12} \times 1200$.

Fig. 29. Un individuo in divisione, osservato con la lente del Microscopio a dissezione Zeiss.

Fig. 30. Figura semi-schematica del modo di unione delle cellule dello strato medio con l' epitelio ventrale.

Über die Function der Polischen Blasen am Kauapparat der regulären Seeigel.

Von

J. von Uexküll.

Mit Tafel 21.

Bevor ich auf das eigentliche Thema der vorliegenden Arbeit eingehe, wird es mir erlaubt sein, die Frage aufzuwerfen: welche Organe sind bei den regulären Seeigeln als Polische Blasen zu bezeichnen?

Öffnen wir z. B. einen *Sphaerechinus granularis* unter Wasser, so springen uns 10 große, meist gut gefüllte Blasen in die Augen. Die 5 radial gestellten (Taf. 21 Fig. 1—4 *GB*) liegen unter den Gabelknochen (Fig. 1—4 *G*), während die 5 interradialen (Fig. 1 bis 4 *ZB*) die aufgerollten Zahnwurzeln enthalten (Fig. 1—4 *ZW*). Mit letzteren wollen wir uns zuerst beschäftigen. Es sind dieselben, die Delle Chiaje[1] auf Taf. 120 und 122 getreu abbildet und Polische Blasen nennt. Ob Valentin, der gewöhnlich als Entdecker der Polischen Blasen gilt, diese Blasen gemeint hat, weiß ich nicht, da ich seine Monographie nicht erhalten konnte.

In dem folgenden Zeitalter des Mikrotoms sind diese Blasen jedoch fast vollkommen vergessen worden. Dafür haben sich ganz andere Organe ihren Namen angemaßt. Es sind dies die bei *Sphaerechinus* sich durch schwarze Pigmentirung kundgebenden Aussackungen des Wassergefäßringes, mit denen der Blutgefäßring in Verbindung tritt (Fig. 5 *WGA*). Sie sind sehr gründlich untersucht worden und haben das Interesse der Histologen derart in Anspruch

[1] S. Delle Chiaje, Descrizione e Notomia degli Animali invertebrati della Sicilia citeriore. Napoli 1841.

genommen, dass die ursprünglichen Polischen Blasen nur auf den Abbildungen nach dem Leben, wenn auch in sehr reducirter Gestalt, ein kümmerliches Dasein fristen. So sehen wir sie in Bronn's Klassen und Ordnungen Taf. 37 Fig. 6 sehr verkleinert, aber unter der richtigen Bezeichnung wiedergegeben. Diese Abbildung hat den Weg durch fast alle Lehrbücher gemacht. Im Lehrbuch von Vogt & Yung sind die Blasen Delle Chiaje's fast unkenntlich gezeichnet und werden als Zahnsäcke beschrieben, die eine Bildungsflüssigkeit des Zahnes enthalten sollen. Dagegen werden die Aussackungen des Wassergefäßringes als Polische Blasen beschrieben, und es wird zugleich eine Polemik gegen die unzutreffende Bezeichnung geführt. Prouho[1] schließt sich dieser Polemik an. In Huxley's Anatomy of Invertebrata finden wir auf pag. 567 Fig. 141 ein Diagramm eines Seeigels mit langen, schmalen, aufrecht stehenden Blasen, welche die Polischen darstellen sollen. Noch ausgesprochener ist diese Phantasiegestalt unserer Blasen in Perrier's[2] Taf. 24 Fig. 9.

Auf Vayssiere's[3] Taf. 37 fehlen die echten Polischen Blasen ganz, dagegen sind die Aussackungen des Wassergefäßringes gezeichnet und Polische benannt.

Hoffmann[4], Teuscher[5], Köhler[6] und Hamann[7] ignoriren in gleicher Weise die alten Blasen vollkommen, um mit desto größerem Eifer die Histologie der fälschlich so benannten Wassergefäßaussackungen zu betreiben.

Im Gegensatz hierzu verdient eine Abbildung hervorgehoben zu werden, die Romanes & Ewart auf Taf. 80 Fig. 10 ihrer Observations on the locomotor system of Echinodermata[8] geben, und die

---

[1] H. Prouho, Recherches sur le *Dorocidaris papillata* [etc.]. in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 5 1888 pag. 289 ff.

[2] E. Perrier, Recherches sur l'appareil circulatoire des Oursins. in: Arch. Z. Expér. Tome 4 1875 pag. 605 ff.

[3] A. Vayssière, Atlas d'anatomie comparée des Invertébrés. Paris 1890.

[4] C. K. Hoffmann, Zur Anatomie der Echinen und Spatangen. in: Niederl. Arch. Z. 1. Bd. 1871 pag. 10 ff.

[5] R. Teuscher, Beiträge zur Anatomie der Echinodermen. in: Jena. Zeit. Naturw. 10. Bd. 1876 pag. 243 ff. (Taf. 20 Fig. 6).

[6] R. Köhler, Recherches sur les Echinides des côtes de Provence. in: Ann. Mus. H. N. Marseille Tome 1 1883 mém. 3 (Taf. 3 Fig. 13).

[7] O. Hamann, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. in: Jena. Zeit. Naturw. 21. Bd. 1887 pag. 87 ff. (Taf. 12 Fig. 3).

[8] G. J. Romanes & J. C. Ewart, Observations on the locomotor system of Echinodermata. in: Phil. Trans. Vol. 172 1881 pag. 829 ff.

entschieden als gut bezeichnet werden darf. Da die Autoren auf die vorliegende Frage im Text nicht eingehen, so ist sie unbeachtet geblieben.

So ist es denn endlich CUÉNOT[1] vorbehalten gewesen, näher auf das Blasensystem der Echiniden einzugehen, das er auf Taf. 28 Fig. 53, allerdings nicht fehlerfrei, im Durchschnitt darstellt und mit folgenden Worten beschreibt (pag. 390): »La membrane limitante (membrane de la lanterne VALENTIN) s'insère en bas sur l'oesophage juste au point où celui-ci sort de l'appareil masticateur, elle se moule sur ce dernier et notamment sur l'extrémité molle des dents (sacs dentaires), puis remonte en recouvrant les divers muscles masticateurs pour s'attacher circulairement au test au niveau des auricules.« Letzteres trifft, wie wir sehen werden, nicht ganz zu, doch hätte CUÉNOT mit seiner gründlichen Kenntnis der einschlägigen Verhältnisse das Quidproquo der doppelten Anwendung des Wortes Polische Blasen aufklären können. Da er es nicht gethan, so ist dasselbe auch in das vortreffliche Lehrbuch LANG's hinübergewandert, wo es zum drastischen Ausdruck gelangt. Man vergleiche das Diagramm eines Seeigels auf pag. 1010 mit der Abbildung auf pag. 1034, die aus dem SARASIN'schen[2] Werke stammt. Merkwürdiger Weise nennt LANG im Gegensatz zum Original der SARASIN's die Zahnblasen Polische Blasen. Im Diagramm sind hingegen die Aussackungen des Wassergefäßes so bezeichnet.

Ist, wie wir gesehen, schon den Polischen Blasen DELLE CHIAJE's das Schicksal nicht hold gewesen, so ist es den radial gelegenen Blasen (Fig. 1—4 *GB*) noch viel übler ergangen: sie sind von Anfang an unter den Tisch gefallen, und Niemand hat sich weiter um sie bekümmert[3]. Und doch sind sie reichlich eben so wichtig wie die anderen. Ihnen liegen nämlich die Gabeln fest verwachsen auf und zwingen sie, alle Bewegungen der Kompassmusculatur[4] mitzumachen.

[1] L. CUÉNOT, Etudes morphologiques sur les Echinodermes. in: Arch. Biol. Tome 11 1891 pag. 303 ff.

[2] C. F. & P. B. SARASIN, Über die Anatomie der Echinothuriden [etc.]. in: Ergeb. Nat. Forsch. Ceylon 1. Bd. 1888 pag. 83 ff.

[3] Eine Ausnahme bildet die bereits erwähnte Abbildung von ROMANES & EWART.

[4] Prof. PAUL MAYER macht mich darauf aufmerksam, dass die Bezeichnung Kompass für die Gabeln mit dem sie verbindenden fünfseitigen Muskelband zusammen einer falschen Übersetzung des französischen Compas (Zirkel) ihr Dasein verdankt. Da sie sich jedoch schon eingebürgert hat und sehr ausdrucksvoll ist, so will ich sie beibehalten.

Gabelblasen und Zahnblasen sind Aussackungen (Fig. 5) der Membrana limitans lanternae. Sie öffnen sich unmittelbar unter der äußeren Umrandung der Kompassmuskeln (Fig. 5 *KM*) in den ringförmigen Hohlraum, der zwischen diesen Muskeln und der Laterne liegt. Von hier aus setzt sich der Hohlraum, indem er den Ösophagus umfasst, zwischen den Pyramiden in die Tiefe bis an die Innenseite der Ösophaguspapillen (Fig. 5 *Oe.Pp*) fort. Nach außen zu schließen die Gabelblasen unter den Rotulae (Fig. 5 *R*) blind ab und lassen den ganzen radialen Sector der Mundhaut frei, während die Zahnblasen im Bogen um den äußeren Rand der Pyramiden herum gehen und einerseits durch den Hohlraum der Pyramiden mit dem Ösophagealraum in offener Communication bleiben, andererseits unter den Protractoren (Fig. 3—5 *Pr*) bis zu den Kiemenöffnungen (Fig. 5 *K*) führen, um dergestalt den ganzen Interradialsector der Mundhaut auszufüllen.

Über die Function all dieser Blasen finde ich selbst bei Cuénot nur dunkle Andeutungen. So will ich denn im Folgenden die Anhaltspunkte aufsuchen, die uns als Richtschnur für das Verständnis dieser Organe dienen können.

Die erste Aufgabe wird es sein, uns über die Druckverhältnisse im Seeigelkörper aufzuklären, um zu sehen, was wir von dieser Seite aus zu erwarten haben.

Die allgemeinen Verhältnisse sind kurz folgende. Innerhalb der Kalkschale befindet sich ein geschlossener Raum, die Leibeshöhle, die denselben Druck hat wie das umgebende Wasser, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man ein Glasrohr in den After mit gleichzeitiger Zerstörung des Darmes einführt. Die Druckänderungen in der Leibeshöhle gegenüber dem Außenwasser bei der Nahrungsaufnahme oder bei verticaler Ortsveränderung können mit Leichtigkeit durch den Darm ausgeglichen werden, der als ein nachgiebiges, jederseits offenes Rohr die Leibeshöhle durchzieht.

In der That sieht man bei einem Thier, das nach Herausnahme aus dem Wasser viel Flüssigkeit aus dem Darm verloren hat, bei Wiedereinsetzen in gefärbtes Seewasser den Ösophagus, der stark elastisch ist, bis hoch hinauf gefärbt.

Auch habe ich bei *Arbacia pustulosa*, die mit einer 2 cm hohen Wasserschicht überdeckt war, an der Oberfläche einen deutlichen Strudel beobachtet, während der After sich öffnete und die Mundmembran kräftig eingezogen wurde. Bei *Sphaerechinus* habe ich durch leichten Druck auf die Zähne den After sich öffnen sehen, so

dass hier das Curiosum vorzuliegen scheint, dass mit Hilfe der Mundmembran die Excrete hinausbefördert werden.

Dies beweist unzweideutig, dass die Druckänderungen in der Leibeshöhle ganz selbständig regulirt werden und nicht eines complicirten Blasensystems bedürfen. Im Gegentheil werden die bei Verschiebung des ganzen Laternensystems in der Leibeshöhle hervorgerufenen Druckschwankungen nicht durch dieses, sondern durch den Darm ausgeglichen.

Wir wenden uns, nachdem dieser Erklärungsversuch fehlgeschlagen, zu den Druckverhältnissen innerhalb der Blasen selbst. Die Membrana limitans mit all ihren Aussackungen bildet, wie jede Injection zeigt und Cuénot es beschreibt, eine vollkommen geschlossene Blase. Sie ist immer vorgewölbt, weil sie am normalen Thier stets unter Druck steht. Schneidet man eine Zahnblase an, so schießt ihre röthliche Binnenflüssigkeit im Strahl in das umgebende Wasser.

Dieser erhöhte Druck wird hervorgerufen und regulirt durch den Kompassapparat, die Mundhaut, die Kiemen und die Kiemenöffnungen. Wenn die dünnen Gabelmuskeln, deren muskulöse Eigenschaften durch directe elektrische Reizung bewiesen werden können, sich contrahiren, so presst die fünfseitige Kompassmembran auf den inneren Hohlraum, und gleichzeitig drücken die Gabeln in ausgiebiger Weise auf die unter ihnen liegenden Gabelblasen. Contrahirt sich dagegen die Kompassmembran, wobei sie sich mit den Gabeln kelchförmig aufrichtet, so wird der Binnenraum vergrößert, und der Druck muss sinken. Das Gleiche kann durch Hervorstülpen und Wieder-Einziehen der Mundmembran geleistet werden. Dazu kommt, dass auch die Zahnblasen selbst eine geringe Contractilität besitzen, die im selben Sinne wirkt.

All diese Bewegungen würden bei der Incompressibilität des Wassers Null werden, wenn sich nicht Organe außerhalb des Blasensystems befänden, die zeitweilig mit ihm in offene Communication treten. Die äußeren Kiemen (Fig. 5 *K*) sitzen, 10 an der Zahl, am äußeren Rande der Mundhaut; sie sind reich verzweigt; nach außen hin vollkommen abgeschlossen, öffnen sie sich durch eine trompetenartig aufgerollte Stelle des Marginalrandes in das Blasensystem. Diese Öffnung kann, wie directe Beobachtung zeigt, durch die Mundhaut verschlossen und weit geöffnet werden. Die äußeren Kiemen sind frei von musculösen Elementen, daher in ihren Bewegungen vollkommen von dem Binnendruck des Blasensystems abhängig.

Bei *Dorocidaris papillata* sind die inneren Kiemen oder Stewartschen Organe, welche Ausstülpungen der Gabelblasen derselben sind, sehr stark contractil und daher selbständiger dem schwach entwickelten Blasensystem gegenüber, das jedoch seinerseits durch größere Dicke der Membran viel unnachgiebiger ist. Der Abschluss der Kiemen wird hier durch Herabziehen der geeignet gebogenen Gabeln auf die Rotulae besorgt. Sind die Gabeln fest angezogen, so gelingt es nicht mehr, eine Injectionsmasse von den Stewartschen Organen aus in das Innere der Laterne zu treiben[1].

Die Analyse des Apparates giebt, wie sich Jeder überzeugt haben wird, einen deutlichen Hinweis auf seine Function. Bevor wir jedoch demselben folgen, will ich noch zweierlei Functionsmöglichkeiten erörtern, die etwas abseits liegen.

Setzt man einen aufgeschnittenen *Sphaerechinus* an die vertikale Wand des Aquariums, so sieht man die Zahnwurzeln mit ihren Blasen sich der Schwere nach abwärts richten. Sie könnten demnach als Otolithen wirken. Aber abgesehen davon, dass die ganze Laterne ein viel wirksamerer Otolith sein müsste, und abgesehen davon, dass man von den Zahnwurzeln und ihren Blasen aus keine Reflexe erzielen kann, spricht gegen diese Annahme noch die Thatsache, dass nach Entfernung der Zahnwurzeln sich die Seeigel wie normal bewegen. Also ist keine Grundlage für die eventuelle Auffassung der Zahnblasen als Otolithen vorhanden.

Die zweite Möglichkeit bezieht sich weniger auf das Blasensystem als auf die Laterne selbst. Romanes & Ewart haben die Theorie aufgestellt, die Laterne diene der Locomotion, nachdem sie gesehen hatten, dass ein Seeigel, aus dem Wasser genommen und auf den Tisch gestellt, heftige Bewegungen mit der Laterne macht. Dieser Versuch ist aber gänzlich unzulässig; Niemand wird zum Beispiel eine Katze ins Wasser werfen, um zu sehen, wie sie läuft. In ihrem normalen Medium, dem Seewasser, benutzen die Seeigel niemals die Laterne zum Fortschreiten.

Wir wenden uns jetzt der Cardinalfrage zu, die sich bei Betrachtung des Laternenbaues von selbst aufdrängt: dient das Blasensystem der Athmung?

---

[1] Im Anschluss hieran sei es mir erlaubt, den Vorschlag zu machen, die von den Sarasin's bei den Echinothuriden entdeckten Organe als Pseudo-Stewartsche oder besser als Sarasinsche Organe zu bezeichnen. Denn der Ort allein kann den Ausschlag nicht geben, um so anders gestalteten Organen die gleiche Function zuzuschreiben.

So weit ich sehe, wird das Athembedürfnis der Echiniden sehr niedrig angeschlagen, jedoch existiren keine gegründeten Angaben darüber. Und doch entscheidet ein einfacher Versuch die Frage. Setzt man einen *Sphaerechinus* in ein enges Gefäß mit dem gleichen Volum Wasser, das er selbst einnimmt, so zeigen sich schon nach 5 Stunden charakteristische Vergiftungserscheinungen. Nach 6 Stunden sind die unteren Saugfüße ausgestreckt unbeweglich und nicht mehr reizbar, die oberen noch beweglich. Der Stacheltonus ist im Nachlassen, und die Reflexe auf Berührungsreiz sind sehr verlangsamt, die Pedicellarien bewegungslos, aber noch reizbar. Nach 18 Stunden hangen die Stacheln alle schlaff herab, die Saugfüße sind eingerollt, nicht eingezogen und unbeweglich. Die Reflexe sind sämmtlich verschwunden. Nur durch directen Muskelreiz kann man die einzelnen Stacheln noch zur Bewegung bringen. In einem solchen Zustand ist das Thier nicht mehr zu retten und fängt bald an, das Pigment zu verlieren, während in früheren Stadien ein Zusatz von frischem Wasser alle Lebensfunctionen wiederbringt. Ebenso leicht verfällt *Arbacia pustulosa* der Asphyxie, während *Dorocidaris papillata* ungemein widerstandsfähig ist und etwa 10 Tage im eigenen Athemwasser leben kann. Dieses unerwartete Resultat ließ die Frage aufwerfen: sind die Seeigel für Kohlensäure besonders empfindlich? Es findet sich eine kurze Notiz von Fol im Zoolog. Anzeiger f. 1882 (5. Jahrg. pag. 698), in der er empfiehlt, Seesterne durch Kohlensäure zu betäuben.

Ich habe vergleichende Versuche angestellt, um einige Anhaltspunkte zu gewinnen. Durch ein offenes Litergefäß wurde während 2 Stunden Kohlensäure durchgeleitet und dann abwechselnd verschiedene Thiere hineingebracht. Es ergab sich, dass allein ein kleiner Knochenfisch dieselbe hohe Empfindlichkeit gegenüber der Kohlensäure zeigte wie die Seeigel. Während ein kleiner Katzenhai bereits viel stumpfer war, brauchte eine Krabbe über eine halbe Stunde, um bewegungslos zu werden, und ein Einsiedlerkrebs bekam erst nach 2 Stunden Krämpfe. Eine Muschel wurde gar nicht afficirt. Dagegen hörte bei den Seeigeln selbst an bloßen Schalenstücken der Stachelreflex bereits nach 2 Minuten auf und kehrte bei Wiedereinsetzen in frisches Wasser in gleicher Zeit zurück.

Die im Detail fortgeführten Untersuchungen ergaben bei langsamer Durchleitung von Kohlensäure durch frisches Wasser, in dem sich der Seeigel befand, für *Sphaerechinus granularis* zuerst ein Verschwinden des Stachelreflexes und ein Schließen der tridactylen

Pedicellarien, während die gemmiformen meist offen blieben. Während die Stacheln träge daliegen, erhält man noch auf Berührung der Haut sehr schöne Bewegungsreflexe aller Pedicellarien, die auf keine andere Weise so gut vorgeführt werden können. Auch die Saugfüße werden sehr bald unerregbar, bleiben aber draußen. In einem weiter vorgeschrittenen Stadium wiederholt sich das bekannte Bild der Asphyxie.

Lässt man nicht direct die Kohlensäure in das Wasser eintreten, in dem sich der Seeigel befindet, sondern setzt man vorsichtig leicht mit Kohlensäure durchtränktes Wasser zu, so kommt ein Stadium zur Erscheinung, das besonders bei *Arbacia pustulosa* höchst charakteristisch sein kann. Das ist die allgemeine Erregung, welche der Erschlaffung vorangeht. Alle Stacheln sind in rotirender Bewegung begriffen, als wenn ein allgemeiner Hautreiz auf sie wirkte. Doch kann man durch leichte Erschütterung des ganzen Thieres alle Stacheln wieder in die normale Lage bringen, in der sie eine Zeit lang verharren, um dann wieder in die kreisende Bewegung überzugehen. Setzt man weiter kohlensäurehaltiges Wasser zu, so wird diese auf den mechanischen Reiz eintretende Pause immer kürzer, und schließlich wirkt er überhaupt nicht mehr. Hier haben wir den seltenen Fall, wo wir mit großer Feinheit die Stärke des chemischen Reizes durch physikalische Größen ausdrücken können.

Bei *Dorocidaris* habe ich keinen Einfluss der Kohlensäure constatirt.

Ein noch früheres Erregungsstadium kann man bei Echiniden beobachten, die in ihrem eigenen Athemwasser bleiben: schon nach einer halben Stunde beginnen sie ohne Ausnahme an der Wand des Gefäßes emporzuklettern, was sie sonst im Hellen nur ungern thun. Dass sie in der That vor der Kohlensäure und vor dem verdorbenen Athemwasser fliehen, lässt sich leicht nachweisen: man kann durch einseitiges Zusetzen von solchem Wasser einen Seeigel in einem größeren Gefäß von einer Seite zur anderen treiben.

Die kräftige Wirkung der Kohlensäure kann man dazu benutzen, die Athembewegungen zu demonstriren, die man an normalen Exemplaren nur ausnahmsweise nachweisen kann.

Man geht dabei am besten folgendermaßen zu Werke. Ein ganz frisches Exemplar[1] wird geöffnet in frisches Seewasser gesetzt,

[1] Thiere, die einige Zeit an der Luft gewesen sind, zeigen meist Zerreißungen an den Blasen.

nachdem es gründlich ausgespült ist und die Geschlechtsorgane entfernt sind. Dann leitet man Kohlensäure durch das Wasser, bis der Stachelreflex verschwunden ist, setzt hierauf das Thier wieder in frisches Seewasser und führt in den Ösophagus eine lange Nadel mit dem Kopf voran ein, um in der Gegend des Nervenringes (Fig. 5 *NR*) nach allen Seiten einen gleichmäßigen sanften Druck auszuüben. Von dieser Stelle wird nämlich ein Reflex ausgelöst, der die Laterne nach innen treibt. Ist der Moment richtig abgepasst, so sieht man jetzt spontane Bewegungen langsam auf einander folgen, die ich als Athembewegungen zu deuten geneigt bin. Erst steht die Laterne tief, dabei bilden die Kompassmuskeln mit den Gabeln einen Kelch, die Blasen sind alle gedehnt und voll. Der Raum zwischen Laterne und Gabeln hat seine größte Ausdehnung gewonnen. Die Kiemen sind eingezogen und die Kiemenöffnungen geschlossen. Dann contrahiren sich die Zahnblasen, die Laterne bewegt sich nach oben, die Gabeln werden herabgezogen und bringen die Gabelblasen zum Verschwinden. Der Raum zwischen Laterne und Gabeln ist dabei fast Null geworden. Bei Beginn dieser Bewegung werden die Kiemenporen geöffnet, und die Kiemen füllen sich prall. Am Schluss der Bewegung verschwinden die Kiemenporen, um beim Beginn der jetzt umgekehrt ablaufenden Bewegung sich wieder zu öffnen.

Bald tritt neben dem Auf- und Abgehen der Laterne auch ein seitliches Neigen derselben ein, wobei die Kompassmusculatur und die Gabeln ziemlich in der Horizontalen bleiben; dadurch füllen und leeren sich die einzelnen Gabelblasen abwechselnd, was eine Circulation der Binnenflüssigkeit zur Folge haben muss.

So verlaufen die Dinge in der Norm, indem die beiden musculösen Membranen, die Mundhaut und die Kompassmusculatur, erstens den zwischen ihnen liegenden Raum verkleinern und dadurch die Kiemen füllen, und zweitens, indem sie beide aus einander streben, den zwischen ihnen liegenden Raum vergrößern und dadurch der gespannten Kiemenhaut die Möglichkeit geben, die Flüssigkeit wiederum in den großen Binnenraum zurückzutreiben. Die Contraction und Wiedererschlaffung der Zahnblasen unterstützt diese Bewegung der Flüssigkeit.

Jedoch kann in einzelnen Fällen dasselbe geleistet werden bei still liegender Laterne durch bloßes Aufrichten und Niedergehen des Kompasses. Es wirken dann die Kompassmuskeln (Fig. 5 *KM*) als Inspiratoren, die Gabelmuskeln (Fig. 1—4 *GM*) als Exspiratoren.

Unterscheiden muss man die Athembewegungen von den bloßen Kaubewegungen, wo die Blasen keine Änderungen erfahren, die Kompassmusculatur ruhig bleibt und die Kiemenöffnungen geschlossen bleiben. Die Druckänderungen werden dabei durch 5 Taschen ausgeglichen, die auf der Mundhaut entstehen und verschwinden.

Auch Neigung der Laterne tritt besonders bei Wanderung des ganzen Thieres ein, wobei der Kompass nicht in der Horizontalen verharrt, sondern einfach die Neigung mitmacht; dann ist kein Anlass zu einer Circulation der Binnenflüssigkeit gegeben.

Wir haben es hier, wie man sieht, nicht mit einem rhythmisch arbeitenden Athemmechanismus zu thun, dessen Exspiration die Inspiration bedingt und umgekehrt, sondern mit einem Apparat, der immer wieder durch von ihm unabhängige Reize in Bewegung versetzt wird, und zwar dürfen wir die im Blasenraum auftretenden Stoffwechselproducte, namentlich die Kohlensäure, dafür verantwortlich machen, die wahrscheinlich direct auf den Nervenring wirkt und durch ihn die entsprechende Athembewegung auslöst. Durch Druck kann man von ihm aus, wie ich zeigte, eine Bewegung der Laterne erhalten. In einer anderen Arbeit werde ich nachweisen, dass bei gesteigerter Intensität des Reizes sich die Reflexe beim Seeigel umkehren. Dies sind, glaube ich, die nöthigen Anhaltspunkte, um die Athembewegungen und ihre Auslösung verständlich zu machen.

Um die Frage zu entscheiden, ob die Kohlensäure bloß als Säure wirkt, habe ich Essigsäure Tropfen für Tropfen dem Wasser zugesetzt und gefunden, dass ihre Wirkung der der Kohlensäure durchaus entspricht: noch bevor die geringste Röthung des Lackmuspapiers nachzuweisen ist, vielleicht bevor das leicht alkalisch reagirende Seewasser ganz neutralisirt ist, treten die charakteristischen Erscheinungen auf; besonders gut lässt sich das Erregungsstadium beobachten.

Bei *Dorocidaris* war wiederum keine Wirkung nachweisbar.

Von Preyer[1] ist das Nicotin für Seesterne angelegentlichst empfohlen worden. Auch auf die Seeigel wirkt es in überraschender Weise: 2 Tropfen einer 2%igen Lösung, dem Wasser zugesetzt, mit dem die Leibeshöhle eines aufgeschnittenen *Sphaerechinus* gefüllt worden ist, bringen zuerst die nächsten Zahnblasen zur Contraction, dann gerathen alle Muskeln der Laterne in Tetanus, und da

[1] W. Preyer, Über die Bewegungen der Seesterne. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 7. Bd. 1886 pag. 27 ff., 1887 pag. 191 ff.

die Protractoren die kräftigsten sind, so wird die Laterne nach außen gezogen; dabei reißen meist die Auricularmuskeln durch, der Kompass erhebt sich kelchförmig, aber auch die Mundhaut legt sich dicht an die Laterne an, während die Kiemen abgeschlossen sind. Dadurch steigt der Druck in den Blasen enorm und überwindet die Contraction der Zahnblasen, die sich wieder füllen. Ein weiterer Zusatz von Nicotin bringt die Membrana limitans unfehlbar zum Reißen. Ein solches ad maximum gefülltes Blasensystem liegt Fig. 1 und 2 zu Grunde.

Ist die Athemfunction wirklich die einzige, die dem Blasensystem obliegt? Wir sehen, dass *Arbacia pustulosa*, deren Tastfüßchen auf dem Rücken mir nur zum Theil dem Tasten zu dienen scheinen, sondern zum größten Theil den Eindruck von Kiemen machen, auch außerdem besonders für die Respiration ausgestattet ist; sie besitzt nämlich gerade über zwei Kiemenöffnungen je eine, also im Ganzen 5 Blasen als Ausstülpungen der Membrana limitans, die gleichfalls contractil sind und bei Injectionen nicht viel größer als ein Stecknadelknopf erscheinen, im Leben jedoch über erbsengroß werden können. Bei all diesen, sicher die Respiration begünstigenden Einrichtungen besitzt *Arbacia* noch eine besonders kräftig entwickelte Kompassmusculatur. Nun gehört *Arbacia* zu den auf der Unterlage kratzenden Thieren[1], was man schön beobachten kann, wenn sie an der verticalen Glaswand sitzt. Dabei zeigen sich beim Auseinanderfahren der Zähne die 5 Ösophaguspapillen aufs deutlichste; sie verschwinden hinter den Zähnen, wenn diese sich schließen. Ich bringe das Vortreten der Ösophaguspapillen in directe Verbindung mit dem Druck innerhalb der Blasen, der diese Papillen, sowie sich die Gelegenheit dazu bietet, vortreiben muss. Um aber diesen erhöhten Druck constant zu erhalten, wird besonders bei arbeitender Mundmembran eine kräftige Kompassmusculatur von Nutzen sein.

Damit ist, glaube ich, die Function des Kompasses erschöpft: er dient lediglich der Druckregulirung innerhalb des Blasensystems der Membrana limitans. Der regulirte Druck dient seinerseits der Athmung und den Fressbewegungen. Daraus folgt, dass die Kompass- und Gabelmusculatur nur indirect mit der Laternenbewegung etwas zu thun haben und nicht, wie Lang das annimmt, selbst mit angreifen, um die Laterne auf- und abzuziehen.

---

[1] Ein wirkliches Bohren, wofür John eintritt, habe ich nicht beobachtet.

Ich werde daher zeigen müssen, dass alle Bewegungen der Laterne durch ihre eigene Musculatur geleistet werden und keine weitere Unterstützung brauchen. Zwar liegen die Elemente zu diesem Nachweis schon alle fertig vor, jedoch halte ich es für nothwendig, näher darauf einzugehen, weil ich gegen die von Lang gegebene Bewegungsanalyse der Laterne fast in jedem Punkt Einspruch erheben muss, und sein Buch mit Recht eine autorative Stellung einnimmt.

In Lovén's mit bewundernswerther Exactheit geschriebenen Arbeit[1] sind vor allen Dingen 2 Muskeln beschrieben und mehrfach abgebildet (Taf. 6 Fig. 42 und 44), die Lang vollkommen übersieht, obgleich sie von wesentlicher Bedeutung für die ganze Bewegung der Laterne sind. Das sind die Muscüli rotulae interni und externi, die beide dazu dienen, das innere Ende der Rotulae keilförmig zwischen die benachbarten Pyramiden zu treiben. Die Rotulae drehen sich dabei um das Kugelgelenk, das sie jederseits am Außenende mit den Pyramiden verbindet. Dieses ist nur bei den Cidariden vollkommen ausgebildet, während *Sphaerechinus* nur den inneren Rand desselben besitzt. Unterstützt wird die Wirkung der Rotulamuskeln durch den Zug der Auricularmuskeln, und die resultirende Bewegung ist eine radial nach auswärts gerichtete Bewegung des Zahnes. Die Antagonisten sind die Interpyramidalmuskeln, bei Weitem die kräftigsten des ganzen Systems. Sie treiben den Rotulakeil wieder hinaus, indem sie alle Pyramiden einander nähern. Die resultirende Bewegung ist eine radial nach innen gerichtete Bewegung des Zahnes.

Das Kugelgelenk, besonders in seiner unvollkommenen Gestalt, und die abgerundeten Seiten des Rotulakeiles gestatten noch das Herabziehen einer einzelnen Pyramide, ihr folgen die benachbarten Rotulae, die sich dabei um ihre Längsachse drehen. Die Muskeln, die diese Bewegung ausführen, sind das jeweilig in Frage kommende Paar der Protractoren. Die Antagonisten sind die Mundmembran und die Interpyramidalmuskeln. Das Senken der ganzen Laterne wird gleichfalls durch die kräftigen Protractoren vollführt; ihre Antagonisten sind die Mundmembran und die Auricularmuskeln. Das Neigen der Laterne nach links und rechts wird gemeinschaftlich von den Protractoren der einen Seite und den Auricularmuskeln der gegenüberliegenden besorgt, wobei gleichfalls die Mundmembran mitspielen kann.

[1] S. Lovén, Echinologica. in: Bih. Svenska Akad. Handl. 18. Bd. Afd. 4 1892 N. 1.

Damit glaube ich die Bewegungen der Laterne erschöpft zu haben; bei keiner einzigen werden die Kompass- oder Gabelmuskeln in Anspruch genommen. Doch muss ich noch auf einen nicht ganz aufgeklärten Punkt aufmerksam machen, das ist die Beweglichkeit des einzelnen Zahnes innerhalb seiner Pyramide.

Es ist eine sehr auffallende Erscheinung, dass bei jedem an Asphyxie umgekommenen *Sphaerechinus granularis* die Zähne bei leichtem Druck auf die Zahnwurzel aus der Pyramide herausgetrieben und durch leichten Druck auf die Zahnspitze wieder hineingetrieben werden können, während bei einem frisch geöffneten Exemplar die Zähne nur mittels Aufbrechen des Pyramidalknochens aus ihrer Scheide entfernt werden können. Auf letztere Thatsache fußend, hat Lang die Zähne für unbeweglich erklärt, indem er sich zugleich auf Giesbrecht's Angabe stützt, dass selbst nach Kochen mit Kalilauge die Zähne fest am Knochen haften. Ihnen gegenüber steht eine Beobachtung von Caillaud, der, wie ich aus einem Citat von John[1] ersehe, sowohl bewegliche als auch unbewegliche Zähne gefunden hat.

Auf Taf. 11 des Lovén'schen Werkes finden wir Querschnitte durch die kritische Partie abgebildet, aus denen ersichtlich ist, dass sich an der äußeren Seite des Zahnes ein Gewebe befindet, das ihn mit seiner Scheide verbindet. Nach den Abbildungen sollte man vermuthen, dass es kurze Muskeln sind, die den Zahn in eine Art Sperrvorrichtung einspringen lassen. Bevor jedoch diese Ansicht, die mit dem physiologischen Befunde übereinstimmt, als begründet bezeichnet werden darf, muss der histologische Nachweis ihrer musculösen Natur geliefert sein, der noch aussteht.

Für die Hauptaufgabe der vorliegenden Arbeit ist dieser Punkt jedoch von untergeordneter Bedeutung, da eine Contraction der Zahnblase ganz ungeeignet dazu erscheint, den Zahn in seiner Scheide zu bewegen.

Wir werden uns daher mit den beiden discutirten Functionen des Blasensystems zufrieden geben müssen und daran festhalten, dass der normal erhöhte Druck im Binnenraum dazu dient, die Ösophaguspapillen vorzutreiben, und dass die Schwankungen des Druckes die Kiemen zu füllen und zu leeren haben, um so dem Thier den dringend nothwendigen Gasaustausch zu ermöglichen.

---

[1] G. John, Über bohrende Seeigel. in: Arch. Naturg. 55. Jahrg. 1889 pag. 268 ff.

Erklärung der Abbildungen
auf Tafel 21.

A Aurikel.
AM Auricularmuskel.
BdG Bindegewebe, das den Nerven trägt.
BG Blutgefäß.
G Gabel.
GB Gabelblase.
GM Gabelmuskel.
K Kieme.
KM Kompassmuskel.
MH Mundhaut.
NR Nervenring.
NS Nervensystem.
Oe Ösophagus.
Oe.Pp Ösophaguspapillen.
P Pyramide.
Pr Protractoren.
R Rotula.
WG Wassergefäß.
WGA Wassergefäß-Aussackungen (Polische Blasen der Autoren).
ZB Zahnblase (Polische Blase Delle Chiaje's).
ZW Zahnwurzel.

Fig. 1 und 2. Blasensystem der Laterne eines mit Nicotin vergifteten *Sphaerechinus granularis*. Maximale Füllung. Von oben gesehen. Nat. Größe.

Fig. 3 und 4. Blasensystem der Laterne eines normalen *Sphaerechinus granularis*. Mittlerer Füllungsgrad. Von der Seite gesehen. Nat. Größe.

Fig. 5. Halbschematischer Querschnitt einer Laterne von *Sphaerechinus granularis*. Mit Benutzung einer Figur von Cuénot (Arch. Biol. Tome 11 1891 Taf. 28 Fig. 53).

Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe.

1. Über die Färbung thierischer Gewebe mit Berlinerblau.

Von

Dr. Theodor List

in Neapel.

Mit Tafel 22.

1. Über das Verhalten des Eisenchlorids zu den Nucleolarsubstanzen.

Dass der Zellkern der Lamellibranchiaten zwei verschiedene Nucleoluselemente enthält, war schon LEYDIG[1], v. HESSLING[2] und LACAZE-DUTHIERS[3] bekannt. FLEMMING[4] bestätigte dieses Vorkommen an *Anodonta*, *Unio* und *Dreissena*. Er unterscheidet[5] einen Hauptnucleolus und Nebennucleolen. Jener besteht aus einem kleineren Theile, der bedeutend stärker lichtbrechend und stärker tingirbar ist, und einem größeren, blasseren und schwächer chromatischen Abschnitte, der in Säure stärker quillt. Die Nebennucleolen zeigen dieselbe Lichtbrechung, Quell- und Tingirbarkeit wie der große blasse Theil des Hauptnucleolus. FLEMMING[5] stellte ferner fest (pag. 448), dass sich bei Anwendung von Kerntinctionen zwar der stark lichtbrechende Theil der Nucleolen besonders intensiv färbt, aber in erheblichem Grade auch der andere Theil und die Neben-

[1] F. LEYDIG, Über *Cyclas cornea* Lam. in: Arch. Anat. Phys. Jahrg. 1855 pag. 47—66 Taf. 6.

[2] TH. v. HESSLING, Die Perlmuschel und ihre Perlen. Leipzig 1859. 376 pagg. 7 Taf.

[3] H. LACAZE-DUTHIERS, Recherches sur les organes génitaux des Acéphales lamellibranches. in: Ann. Sc. N. (4) Tome 2 1854 pag. 155—248 Taf. 5—9.

[4] W. FLEMMING, Über die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. in: Arch. Mikr. Anat. 10. Bd. 1874 pag. 257—292 Taf. 16.

[5] Derselbe, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882. 424 pagg. 24 Figg. 8 Taf.

nucleolen, zugleich natürlich das Kerngerüst. Eine ähnliche Verschiedenheit konstatirte O. Hertwig[1] bei den Eiern von *Tellina*, *Helix*, *Ascidia intestinalis*, *Sphaerechinus brevispinosus* und *Asteracanthion*. Nach ihm besteht der Hauptnucleolus aus Nucleïn und der Nebennucleolus aus Paranucleïn. Diese Bezeichnungen hält Flemming[2] (pag. 149) nicht für gerechtfertigt, da das Nucleïn doch für den Träger der chromatischen Kernsubstanz anzusehen ist, die nicht auf den stark lichtbrechenden Theil des Hauptnucleolus beschränkt sein kann, sondern wahrscheinlich auch in dem anderen schwach lichtbrechenden Theile und den Nebennucleolen vorkommt, etwa in einer besonderen chemischen Modification, für die es zweifelhaft ist, ob sie einen eigenen Namen (»Paranucleïn«) verdient. Diese Frage, ob das Nucleïn (des Kerngerüstes) und das Paranucleïn (des Nucleolus) vollkommen identisch sind, ist nach Hertwig[3] (pag. 43) bis heute noch nicht beantwortet. Er weist mit Recht darauf hin, dass im Allgemeinen zu viel Werth auf die formale Anordnung der einzelnen Bestandtheile der Zelle gelegt werde, während gerade hier mehr Gewicht auf die chemische Beschaffenheit der betreffenden Nucleolen zu legen sei. Für die Körner in den secernirenden Zellen (von Pancreas, Leber und Magenschleimhaut) fanden Lukjanow[4,5], Stolnikow[6] und Ogata[7] sehr komplicirte Verhältnisse. Je nach ihrem Verhalten zu Eosin, Nigrosin, Safranin u. a. Theerfarben werden die tingirten nucleolusartigen Gebilde als Karyosomen, Plasmosomen und Hyalosomen bezeichnet. Ferner stellte Lönnberg[8] Untersuchungen über das Vorkommen doppelter Nucleolarsubstanz an und konstatirte es an den Eiern von *Doris proxima*, *Mytilus* und *Aeolidia papillosa*.

---

[1] O. Hertwig, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. in: Morph. Jahrb. 3. Bd. 1877 pag. 271—279, ibid. 4. Bd. 1878 pag. 156—175, 177—210 Taf. 6—11.

[2] Flemming, citirt oben pag. 477.

[3] O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie. Jena 1893. 296 pagg. 168 Figg.

[4] S. M. Lukjanow, Über eine eigenthümliche Kolbenform des Kernkörperchens. in: Arch. Mikr. Anat. 32. Bd. 1888 pag. 474—478 Taf. 19.

[5] Derselbe, Beiträge zur Morphologie der Zelle. in: Arch. Anat. Phys. Phys. Abth. f. 1887. Suppl. pag. 66—90 Taf. 5—11.

[6] Stolnikow, Vorgänge in den Leberzellen, insbesondere bei der Phosphorvergiftung. ibid. f. 1887. Suppl. pag. 1—27 Taf. 1, 2.

[7] M. Ogata, Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Secretion. ibid. f. 1883 pag. 405—437 Taf. 6.

[8] Einar Lönnberg, Kernstudien. in: Verh. Biol. Ver. Stockholm 4. Bd. 1892 pag. 83—97 6 Figg.

Im Glauben, dass bis jetzt diese Nebennucleolen nur von Eikernen bekannt wären (die oben citirten Arbeiten scheinen dem Autor entgangen zu sein), untersuchte er die Leberzellen von *Doris proxima* und fand, dass bei gelungener Färbung mit Safranin, Gentiana und Orange der Nucleolus dunkelroth, der Nebennucleolus violettgrau wird. Die Lage beider Nucleolarbestandtheile ist sehr verschieden, bald sind sie getrennt, bald in einander versenkt. Ähnliche Befunde ergab auch die Leber von *Polycera ocellata*, *Aeolidia papillosa* und *Astacus fluviatilis*.

Haecker[1] (pag. 250) erwähnt, dass bei *Canthocamptus* gegen den Schluss der Eireifung, wenn die Verdichtung des Chromatins ihren Höhepunkt zu erreichen beginnt, neben dem verkleinerten Hauptnucleolus mehrere, sich meist weniger intensiv färbende Nebennucleolen auftreten. Er nimmt an, dass Veränderungen normaler Natur, die während dieser Zeit auf die ganze Zelle einwirken, die weitere Apposition der sich neu bildenden Nucleolarsubstanz an den Hauptnucleolus verhindern und Verdichtungscentren hervorrufen, die häufig ein anderes Färbungsvermögen besitzen als der Hauptnucleolus. Diese Befunde vergleicht Verf. vom rein morphologischen Standpunkte aus mit denen von Flemming[2] im Ei der Lamellibranchiaten konstatirten differenten Nucleolarsubstanzen. — Stauffacher[3] fand (pag. 204), dass sich bei *Cyclas* die doppelte Nucleolarsubstanz mit Hämalaun gleich tiefblau färbte, so dass zwischen beiden Nucleoli nur ein Größenunterschied bestand, während Boraxcarmin den kleineren stärker tingirte als den größeren. — In jüngster Zeit hat endlich Floderus[4] bei Ascidien (*Styela rustica*, *Ciona intestinalis* u. a.) gefunden, dass der Nucleolus im Sinne Flemming's im Leben (bei *Ciona*) eine stärker lichtbrechende, etwas fettglänzende Substanz darstellt, von welcher eine andere vacuolenähnliche, weniger lichtbrechende, entweder vollständig umschlossen oder wenigstens größtentheils begrenzt wird. Ob es sich wirklich um eine Vacuole oder ein Bläschen voll Flüssigkeit handelt, konnte nicht festgestellt wer-

---

[1] V. Haecker, Die Vorstadien der Eireifung (zusammenfassende Untersuchungen über die Bildung der Vierergruppen und das Verhalten der Keimbläschen-Nucleolen). in: Arch. Mikr. Anat. 45. Bd. 1895 pag. 200—273 Taf. 14—17.

[2] Flemming, citirt oben pag. 477.

[3] H. Stauffacher, Eibildung und Furchung von *Cyclas cornea* L. in: Jena. Zeit. Naturw. 28. Bd. 1894 pag. 196—246 Fig. Taf. 11—15.

[4] M. Floderus, Über die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien. in: Zeit. Wiss. Z. 61. Bd. 1896 pag. 163—260 Taf. 10.

den. Der Nucleolus selbst ist deutlich eosinophil. In älteren Keimbläschen wurden bisweilen außer dem großen Nucleolus meist einer, selten mehrere kleinere Nebennucleolen angetroffen. Selten erreichen sie die Größe des Hauptnucleolus. Bei *Ciona* verhalten sich Haupt- und Nebennucleolus Wasser und Magnesiumsulfat gegenüber ganz gleich. Auch bei der Einfachfärbung mit Hämatoxylin, Eosin, Safranin und Gentianaviolett nehmen beide diese Farben auf. Bei gelungener Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Eosin ist der Nebennucleolus entschieden eosinophil, aus einer Mischung von Safranin und Gentianaviolett nimmt er jenes auf. »Bisweilen findet man jedoch Fälle, wo die Nebennucleolen sowohl von Hämatoxylin als Eosin sowie auch von Safranin und Gentianaviolett gleich stark gefärbt werden.«

Wir sehen hieraus, dass es kein sicheres Färbemittel giebt, das scharf darauf hinwiese, dass wirklich 2 verschiedene Nucleolarsubstanzen vorhanden sind, und es ist, wie Hertwig[1] auch hervorhebt, noch unmöglich, durchgreifende Regeln über die Tingirbarkeit der beiden Kernsubstanzen, Nucleïn und Paranucleïn, aufzustellen, da das Wesen des Färbungsprocesses uns noch zu wenig verständlich ist.

Eigene Untersuchungen. Während meiner Studien an Lamellibranchiaten, die für eine Monographie bestimmt sind, machte ich einige interessante Versuche an der Nucleolarsubstanz, die, wie ich im Verlaufe dieser Arbeit beweisen werde, von allgemeinerer Bedeutung sind und desshalb schon jetzt veröffentlicht werden mögen.

Erste Methode. Es handelt sich zunächst um Schnittpräparate von *Mytilus*, die von Material, in Sublimat conservirt, stammten und neben anderen Organen auch das Ovar getroffen hatten. Lässt man auf einen solchen Schnitt 2 Tropfen einer 1,5%igen Lösung von gelbem Blutlaugensalz etwa 5 Minuten lang einwirken, gießt dann den einen überflüssigen Tropfen ab und setzt 1—2 Tropfen einer 1%igen Salzsäure[2] zu, so kann man schon nach kurzer Zeit unter dem Mikroskope erkennen, dass in jeder Eizelle nur die Nebennucleolarsubstanz, das Paranucleïn, die charakteristische Berlinerblau-Reaction zeigt. Eine wesentliche Bedingung zum Gelingen der Reaction ist vor Allem die, dass das Präparat in Berührung mit der Luft bleibt; im Allgemeinen sollen ja eigentlich die beiden angewandten Reagentien gerade zum Nachweise von Eisen dienen, also direct keine

[1] Hertwig, citirt oben pag. 478.

[2] Die concentrirte Salzsäure hat das spec. Gewicht von 1,10.

Fällung mit einander geben. Meist ist jedoch die Salzsäure nicht ganz frei von Eisen, und selbst wenn sie es ist, so kann bei ihrer langen Einwirkung auf gelbes Blutlaugensalz die Eisenblausäure oder Ferrocyanwasserstoffsäure entstehen und dann unter dem Einflusse des atmosphärischen Sauerstoffs Berlinerblau. Hieraus geht schon von selbst hervor, dass es immer zweckmäßig sein wird, möglichst wenig Flüssigkeit auf dem Schnitte zu haben[1]. Die Nebennucleolarsubstanz zeigt also eine stark ausgesprochene Affinität zur Säure. Das Berlinerblau ist als Farbe ganz brauchbar, da es in Wasser, verdünnten Säuren, Alkohol und Äther unlöslich ist, sonach einer weiteren Doppelfärbung und Überführung des Präparates in Balsam keine Hindernisse entgegensetzt. — Über *Mytilus* liegt nur die Beobachtung Lönnberg's[2] vor, wonach in den Nucleolen oft eine oder bisweilen zwei große hellere Kugeln in der Mitte oder ein wenig excentrisch liegen, die von der stärker tingirbaren Substanz, dem Hauptnucleolus Flemming's, vollständig umschlossen werden; »es ist schwer zu entscheiden, ob es sich hier nur um Vacuolen handelt«. Dass es aber keine Vacuolen, wenigstens in den meisten Fällen, sind, sondern wirklich Nebennucleolen, glaube ich durch die obige Reaction bewiesen zu haben. Um ein Bild von dem Verhältnis der Lage- und sonstigen Beziehungen der beiden Nucleolarsubstanzen zu einander zu bekommen, wurden die Schnitte tüchtig mit destillirtem Wasser abgespült und dann mit einem Carmin (Borax-, Para- oder Mayer's Carmin) nachgefärbt. Hierdurch bekommt man ein schönes Contrastbild[3].

Auf den so angefertigten Präparaten constatirte ich Folgendes. Die Masse des Hauptnucleolus, das Nucleïn, hatte sich scharf roth gefärbt, die Nebennucleolarsubstanz, das Paranucleïn, rein

[1] Sublimat wurde desshalb zur Conservirung genommen, da es neben seiner allgemein anerkannten Eigenschaft als vorzügliches Fällungsmittel für Eiweißkörper (wodurch möglichst viel in der Zelle erhalten bleibt) noch den Vorzug hat, schnell und vollständig entfernt werden zu können. Für die Eisenreaction wäre ja die Gegenwart von Sublimatkrystallen kein Hindernis, sondern gerade das Gegentheil, indem eine Umsetzung in Ferrocyanwasserstoffsäure resp. Berlinerblau begünstigt würde.

[2] Lönnberg, citirt oben pag. 478.

[3] Bei dieser Carminfärbung möchte ich anempfehlen, nicht das ganze Präparat in ein Glas voll Farblösung zu stellen, sondern nur einige Tropfen auf den Objectträger zu geben. Denn erstens ist es gut, wenn man nach kurzer Einwirkung der Farbe diese einmal wechselt, weil ja leicht Spuren der vorher angewandten Reagentien dem Präparat anhaften könnten, und zweitens würde durch diese die Lösung im Glase bald verderben.

blau. Selbst in sehr jungen Eiern (solchen, die noch keinen Dotter besaßen) ließ sich auf diese Weise zeigen, dass beide Substanzen vorhanden sind. Bei *Mytilus* bildet der Hauptnucleolus stets die Hauptmasse. Er ist meist kugelig, seltener oval. Die Nebennucleolen sind bedeutend kleiner als der Hauptnucleolus und auch meist kugelig. In jungen Eiern (Taf. 22 Fig. 1) stellt der Hauptnucleolus oft eine große Kugel dar, in der ein kleiner Nebennucleolus eingelagert ist. Bisweilen trifft man 2 solcher Gebilde an, so auch in älteren Eiern (Fig. 4 und 6). Der Nebennucleolus kann aber auch wie eine Mütze auf dem Hauptnucleolus sitzen, oder er hat die Form einer Kugel, die beiderseits 2 Handgriffe besitzt (Fig. 2 und 3). Es giebt ferner viele Fälle, in denen außer dem einen vom Hauptnucleolus eingeschlossenen Nebennucleolus, der in älteren Eiern meist peripher liegt, noch andere darin auftreten, welche auch peripher lagern, und solche, die sich getrennt von ihm im Kernraume vorfinden (Fig. 5 und 7). Außerdem beobachtet man nicht selten im Hauptnucleolus eine oder mehrere echte Vacuolen (Fig. 7). Zuweilen liegt ein an der Peripherie der Hauptnucleolen gelagerter Nebennucleolus gerade vor einer Vacuole. Oft, wenn der Hauptnucleolus eine Vacuole einschließt, nimmt man in dem Chromatingerüst eine Menge blauer Kügelchen wahr, die besonders da, wo mehr Chromatin angehäuft ist, d. h. an den Kreuzungsstellen der Fäden, stärker sind (Fig. 8).

Ob es sich um Spaltungsprodukte des Chromatins oder Nährmaterial handelt, darauf werde ich in meiner Monographie näher eingehen.

Zugleich möchte ich für *Mytilus* noch Folgendes feststellen: der von Hessling[1] bei *Anodonta* entdeckte und von Flemming[2] bestätigte Nebenkörper ist auch bei *Mytilus* vorhanden. Stauffacher[3] fand ihn bei *Cyclas* nicht. Er ist seither nie mehr beobachtet worden. Ich finde aber nicht nur 1, sondern bis 3 vor, und zwar in jeder Lage vom Rande der Eizelle bis im Kerne selbst, zugleich war in diesem Stadium die Nebennucleolarsubstanz fein im Kerne vertheilt, und der Hauptnucleolus besaß mehrere Vacuolen.

Zweite Methode. Da die für *Mytilus* angewandte Methode (1), bei welcher das Object vorher nicht mit Eisen behandelt worden war,

---

[1] Th. v. Hessling, Einige Bemerkungen zu des Herrn Dr. Keber's Abhandlung »Über den Eintritt der Samenzellen in das Ei. Insterburg 1853«. in: Zeit. Wiss. Z. 5. Bd. 1854 pag. 392—419 Taf. 21.

[2] Flemming, citirt oben pag. 477.

[3] Stauffacher, citirt oben pag. 479.

für größere Schnitte keine gleichmäßigen Resultate liefern möchte oder wenigstens die Reaction viel längere Zeit nothwendig hätte, so versuchte ich, mit Hilfe einer starken Säure Eisen in ganz geringer Menge an die Nebennucleolarsubstanz zu binden. Bei dieser Methode (2) diente mir *Pholas dactylus*, der sich durch besonders massige Nebennucleolarsubstanz auszeichnet, als Object. Die mit Wasser aufgeklebten Schnitte wurden eine halbe Stunde in ein Bad gestellt, das 50 ccm destillirtes Wasser, 10 Tropfen einer 0,5%igen Eisenchloridlösung[1] und 5 Tropfen 1%iger Salzsäure enthielt. Dann wurde das Präparat mit destillirtem Wasser tüchtig abgespült, 2 Tropfen der 1,5%igen Ferrocyankaliumlösung darauf gegeben, nach 5 Minuten (es kommt hierbei nicht so genau auf die Zeit an) das Überflüssige abgegossen, so dass schließlich der Schnitt gerade noch benetzt war, und nun 2 Tropfen der 1%igen Salzsäure zugesetzt. Die Reaction trat fast augenblicklich ein. Der Erfolg war vollkommen: schärfere Bilder dürften überhaupt nicht zu erreichen sein. Natürlich kommen bei unserem Objecte auch die günstigen morphologischen Beziehungen von Haupt- und Nebennucleolus in Betracht. Denn während bei *Mytilus* der Hauptnucleolus in älteren Stadien den Nebennucleolus bei Weitem an Masse übertrifft, ist es hier gerade umgekehrt. — Gehen wir von den Befunden bei den jüngsten Eiern aus: selbst hier, wo kaum der Hauptnucleolus mit Sicherheit zu erkennen ist, lässt sich das Paranucleïn deutlich darstellen (Fig. 9 und 10). In den jungen, schon Dotter führenden Eiern erkennt man auch klar den Hauptnucleolus, der hier an Masse dem Nebennucleolus noch gleichkommt oder ihn gar überwiegen kann (Fig. 11—14). Er hat oft die Form einer Mondsichel, während der übrige Theil der dazu gehörigen Kugel eine Vacuole bildet, dabei treten an dem Chromatingerüst zahlreiche kleine Kügelchen von Paranucleïn auf (Fig. 12). In anderen Eiern fehlt die Vacuole, ihr Raum wird vom Nebennucleolus ausgefüllt. Es kommen dann Stadien, wo die beiden Nucleolarsubstanzen gleiche Raumtheile einnehmen, wobei man jedoch immer am Chromatin die Paranucleïnsubstanz scharf hervortreten sieht. Zugleich kann dann noch ein freier Nebennucleolus vorhanden sein. In älteren Eiern überwiegt bei Weitem der Nebennucleolus den Hauptnucleolus an Masse (Fig. 15 bis 20). Jener stellt eine große Kugel dar, von der aber an dem der Kernperipherie zunächst gelegenen Abschnitte ein kleines Seg-

[1] An der Luft zerflossenes Eisenchlorid $^1/_2$ g auf 100 ccm dest. Wasser.

ment fehlt, und dieses wird von dem Hauptnucleolus ausgefüllt, jedoch so, dass das Segment ein wenig größer und weiter ist. In einem solchen Ei sieht man auch noch einen im Kernraume liegenden Nebennucleolus (Fig. 15). Dieses eben geschilderte Ei möchte ich gleichsam als Typus für das Verhältnis des Hauptnucleolus zum Nebennucleolus hinstellen und mit dem von *Mytilus* (Fig. 5, s. auch oben pag. 482) vergleichen. Ein weiteres Stadium, das oft auftritt, stellt Fig. 16 dar. Hier sitzt der kleine Nebennucleolus, der vorhin frei im Kernraume lag, wie eine Knospe auf dem Hauptnucleolus. Die Dreitheiligkeit der Nucleolarsubstanzen äußert sich ferner in dem auf Fig. 18 dargestellten Bilde. Der Nebennucleolus hat mehr die Form einer Ellipse angenommen, die an beiden Polen der Längsachse Hauptnucleolen trägt. Zieht man noch das folgende Bild (Fig. 19) zum Vergleiche heran, so bekommt man gleichsam den Eindruck, als ob eine Theilung des Nebennucleolus stattgefunden hätte. Wir haben hier 2 gleich große Nebennucleoluskugeln, auf denen je ein gegen die Kernperipherie gerichteter Hauptnucleolus sitzt. Ein ähnliches Bild haben wir auch bei *Mytilus* (Fig. 6) gesehen. Während man sich aber bei *Mytilus* leicht davon überzeugte, dass die Nebennucleolen meist als Kugeln auftraten, ist es hier schwer, da ja der große Nebennucleolus meist eine einzige compacte blaue Kugel darstellt. Nur auf gewissen Stadien (Fig. 20) nimmt man wahr, dass auch hier das Ganze wieder aus Kugeln zusammengesetzt ist, die in einem Netz (Plastin) liegen.

Vertebraten-Typus: Als Beispiel wurden die Ovarialeier von *Pristiurus melanostomus* herangezogen. Auch hier zeigte sich die Nebennucleolarsubstanz den Methoden 1 und 2 gegenüber ebenso empfindlich wie bei *Mytilus* und *Pholas*. Während man in den jüngeren Eiern (Fig. 21 und 22) nur feststellen kann, dass die kleinsten Kügelchen immer an oder in nächster Nähe der Kernperipherie liegen, die größeren mehr central, so zeigen ältere Eier (Fig. 23 und 24) ganz allgemein eine periphere Anordnung des Nucleolus. Die meisten Nucleolen, besonders die größeren, lassen deutlich echte Vacuolen erkennen.

In neuester Zeit haben KASTSCHENKO[1] und besonders RÜCKERT[2]

---

[1] N. KASTSCHENKO, Über den Reifungsprocess des Selachiereies. in: Zeit. Wiss. Z. 50. Bd. 1890 pag. 428—442 Taf. 17.

[2] J. RÜCKERT, Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. in: Anat. Anzeiger 7. Jahrg. 1892 pag. 107—158 6 Figg.

die Ovarialeier der Selachier näher untersucht und festgestellt, dass die Nucleolen im Maximum ihrer Entwicklung an Masse vielleicht dem 4. Theile des Inhaltes vom Keimbläschen gleichkommen und stets excentrisch liegen. Rückert gelangt zu dem Resultate, dass die Nucleolen zu Stoffwechselvorgängen der Chromosomen wohl in directer Beziehung stehen. Er lässt es unentschieden, ob die Nucleolen Stoffe (Chromatin, welcher Ansicht auch Flemming[1] ist) an die Chromosomen abgeben, ob sie Stoffe von ihnen aufnehmen, oder ob beides der Fall ist. Die Reaction würde für die zweite Annahme sprechen, denn wir überzeugten uns davon, dass kleinste Nucleoluskügelchen an den Chromosomen auftreten, sich wahrscheinlich dann davon ablösen und nach der Peripherie wandern, um dort zu größeren Kügelchen zu verschmelzen.

Dritte Methode. Echinodermen-Typus: Versuchsobject das Ovar von *Sphaerechinus granularis*. Wurde Methode 2 angewandt, so traten nur die an der chromatischen Substanz hängenden Nucleoluskügelchen hervor (Fig. 25). Die ausgesprochene Affinität der Nebennucleolarsubstanz zur Säure veranlasste mich dazu, der bei Methode 2 angewandten Mischung statt 5 Tropfen der 1%igen Salzsäure 15 Tropfen zuzusetzen. Die Behandlung und Einwirkungsdauer war im Übrigen genau wie sonst auch. Der Erfolg war vollkommen, d. h. der große Nebennucleolus trat in Form eines großen blaugrünen Bläschens (Fig. 26) scharf hervor, das im Innern eine Vacuole einzuschließen schien. Färbten wir aber nachher mit Carmin und zogen in angesäuertem Alkohol aus, so überzeugten wir uns davon, dass die vermeintliche Vacuole der Hauptnucleolus (Fig. 29) ist. Die Nebennucleolarsubstanz tritt bei dem Echinodermentypus ganz in den Vordergrund. In jungen und jüngsten Eiern kommt sie mit unserer Reaction schon scharf zum Vorschein, und zwar als ein größeres Bläschen nebst kleineren Kügelchen am Chromatingerüst (Fig. 28). Wenn Haecker[2] sagt, dass bei den Echinodermen an die Stelle zahlreicher Nebennucleolen »ein einziger formbeständiger Hauptnucleolus in vicarirender Weise« auftritt, so stimmt das also nicht ganz, wenn wir zunächst die Reaction allein als entscheidendes Merkmal gelten lassen, welche für ihn ja auch maßgebend war. Haecker beobachtete ferner (bei *Echinus microtuberculatus*) am

[1] Flemming, citirt oben pag. 477.

[2] V. Haecker, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. 2. Theil. Über die Function des Hauptnucleolus und das Aufsteigen des Keimbläschens. in: Arch. Mikr. Anat. 42. Bd. 1893 pag. 279—317 Taf. 19, 20.

lebenden Ei, dass die Nebennucleolen um den Hauptnucleolus sich tanzend bewegen und von ihm dann aufgenommen werden, so dass auf ihnen das »Wachsthum des Hauptnucleolus« beruht. Ihre Substanz erfährt im Hauptnucleolus eine »weitere Spaltung«, worauf die Vacuolen schon hinweisen. Der Hauptnucleolus steht einerseits mit dem Kernsaft, andererseits mit den Vacuolen in diosmirender Verbindung, so dass die aufgenommene Nebennucleolarsubstanz nicht nur eine Verdichtung, sondern auch eine chemische Umsetzung erfahren muss. Der so entstandene Stoff sammelt sich dann in der Vacuole an und wird wieder ausgestoßen, so dass nach HAECKER die Vacuolenflüssigkeit als ein Secret des Kernes aufzufassen wäre. Ich selbst habe keine eingehenden Untersuchungen am lebenden Objekte vorgenommen und kann mir desshalb über die Aufnahme der Nebennucleolen und die Contractilität der Vacuolen kein Urtheil anmaßen. Jedoch weichen meine Resultate von denen HAECKER's darin principiell ab, dass eben festgestellt werden konnte, dass das, was H. Hauptnucleolus nennt, wie ein Nebennucleolus reagirt, und die Vacuole wie ein Hauptnucleolus. Dieser kann ein einheitlicher Körper oder aus mehreren (Vacuolen) zusammengesetzt sein, darunter findet man, wie ja auch sonst beim Hauptnucleolus oft konstatirt wurde, eine wirkliche leere Vacuole. Das Massenverhältnis der beiden Nucleolarsubstanzen zu einander ist sehr verschieden. Immer jedoch schließt der Hauptnucleolus den Nebennucleolus ein. — Ferner möchte ich darauf hinweisen, dass bei dem bis jetzt untersuchten Materiale so wenig Thatsächliches herausgekommen ist, dass die Angabe HAECKER's[1], wonach kleine, dotterarme Eier dem Echinodermentypus folgen mit einem einzigen allmählich größer werdenden Hauptnucleolus, große, dotterreiche hingegen dem Vertebraten-Typus mit zahlreichen Nebennucleolen, noch auf sehr schwanker Basis steht. Im Verhältnis zu den größeren Eiern der Lamellibranchiaten und den noch viel, viel größeren der Vertebraten besitzt das Ei der Echinodermen nicht viel weniger Nebennucleolar-Substanz als jene. Erst wenn die Ernährungsvorgänge der verschiedenen Ei-Typen näher untersucht sind, wird man der Lösung dieses Räthsels näher kommen.

Eine weitere Frage, die sich von selbst aufdrängte, war die: wie verhält sich ganz allgemein die Nucleolarsubstanz der übrigen Zellen den bisherigen Reagentien gegenüber?[2] Wie wir uns über-

[1] HAECKER, citirt oben pag. 479.

[2] Nach Abschluss meiner Arbeit fand ich, dass die bekannte Fällung von Eiweißkörpern durch gelbes Blutlaugensalz, das mit Essig- oder Salzsäure an-

zeugten, hatte bei den 3 Methoden nur der Nebennucleolus deutlich reagirt, nicht aber der Nucleolus schlechtweg, wie er in jeder Zelle vorkommt.

Vierte Methode. Von dem Schnitte wurde alles überflüssige Wasser abgegossen, 1 Tropfen der 0,5%igen Eisenchloridlösung (und 1 Tropfen 1%ige Salzsäure) zugesetzt. Nach einer Einwirkung von einer $^1/_2$ Stunde (oft genügt die Hälfte der Zeit und noch weniger) wurde mit destillirtem Wasser abgespült und die Berlinerblau-Reaction ausgeführt, wie sie bei den früher geschilderten Methoden aus einander gesetzt wurde. Das Resultat war, dass in jeder Zelle die Nucleolarsubstanz in Form blaugrüner Kügelchen scharf zum Vorscheine kam. Die Gewebe selbst blieben geradezu unberührt vom Eisen. Im Mollusken- wie im Vertebratengewebe hatte jede Zelle einen rundlichen Nucleolus; in secernirenden Zellen, z. B. den Darmzellen, traten 2 oder 3 auf, oder Größenunterschiede, wie z. B. der Nucleolus in der Leberzelle von *Mytilus* durch seine Größe auffällt.

Zur Methode sei noch angegeben, dass beim Molluskengewebe die anfängliche Hinzufügung eines Tropfens 1%iger Salzsäure von Vortheil, bei Vertebraten hingegen vollkommen entbehrlich war.

Allgemeines. Wir sind zu dem Resultate gekommen, dass die Nucleolarsubstanzen nach ihrem chemischen Verhalten 3 verschiedene Gebilde darstellen, von denen jedes wahrscheinlich wieder eine eigene complicirte chemische Zusammensetzung besitzt. Nach der bisherigen Bezeichnungsweise sind zu unterscheiden: Hauptnucleolus, Nebennucleolus und Nucleolus schlechtweg. Nach den Autoren sind es Ansammlungsstellen von Nucleïn resp. Paranucleïn. Für den Hauptnucleolus liegen bis jetzt nur Farbenreaktionen vor, und wenn diese auch keine gültigen Beweise liefern, so muss man doch das Nucleïn der chromatischen Substanz von dem des Hauptnucleolus trennen. In welchem Verhältnis beide zu einander stehen, darüber erlauben uns unsere jetzigen Kenntnisse kein bestimmtes Urtheil. Über den Nebennucleolus und den Nucleolus komme ich nach meinen Untersuchungen zu dem Resultate, dass beide mindestens verschiedene Modificationsstufen des Paranucleïns — wenn wir den Namen beibehalten wollen, der für uns vor der Hand aber nur ein Name sein

---

gesäuert ist, auch schon von botanischer Seite durch ZACHARIAS zum Nachweis für Eiweißverbindungen wie auch für Nucleolen im Allgemeinen angewandt wurde. Vgl. E. ZACHARIAS, Über Eiweiß, Nuclein und Plastin. in: Bot. Zeit. 41. Jahrg. pag. 210—215. Derselbe, Über den Nucleolus. ibid. 43. Jahrg. pag. 258—265, 273—283, 289—296.

soll — darstellen. Wir haben gesehen, dass (bei *Mytilus* und *Pristiurus*) die Umsetzung des Ferrocyankaliums durch Salzsäure, wodurch Ferrocyanwasserstoffsäure und hieraus durch den Sauerstoff der Luft Berlinerblau entstand, allein genügte, um die Nebennucleolen zu färben. Diese Reaction zeigte uns den Weg, der einzuschlagen ist, um in jedem Falle diese Gebilde sicher festzustellen. Werden die Schnitte eine halbe Stunde lang in eine ganz schwache, mit Salzsäure angesäuerte Eisenchloridlösung gestellt (zu 50 ccm destillirtem Wasser gebe man 10 Tropfen einer 0,5%igen Eisenchloridlösung und 5 resp. 15 Tropfen einer 1%igen Salzsäure), und wird dann die Berlinerblaureaction ausgeführt, so bleiben Nucleïn und die verwandten Stoffe farblos, die Substanz des Nebennucleolus dagegen wird blau. Der Name Paranucleïn, gleichsam als Gegensatz zu Nucleïn, ist chemisch daher vollkommen gerechtfertigt.

Wenn wir die Reagentien concentrirter anwenden, d. h. 1 Tropfen des 0,5%igen Eisenchlorids plus 1 Tropfen 1%iger Salzsäure wenige Minuten bis $^1/_2$ Stunde (was von der Natur des Objectes abhängt) auf den Schnitt einwirken lassen und dann die Reaction ausführen, so tritt in jeder Zelle die Substanz des Nucleolus in Gestalt eines oder mehrerer blauer Kügelchen hervor. Die chromatischen Substanzen bleiben auch hierbei von der Reaction unberührt. Nach ihrem chemischen Verhalten stehen also Nebennucleolus und Nucleolus einander näher als Haupt- und Nebennucleolus.

Bei unseren heutigen mikroskopischen Untersuchungen spielen die Theerfarbstoffe eine wichtige und bedeutende Rolle. Wenn wir jedoch bis jetzt so wenig (dabei oft Widersprechendes) von der Zellchemie wissen, so hängt das, glaube ich, doch vielfach gerade von dem Gebrauche dieser Farben ab. Besonders verleitend ist die unglückliche Bezeichnungsweise saure und basische Farbstoffe. Da glaubte man früher ganz genau zu wissen, dass der eine Schleim wirklich sauer, der andere alkalisch reagirte, beide aber gaben nach Mayer[1] mit Mucicarmin resp. den basischen Theerfarben Methylgrün u. a. die charakteristische Reaction. Von den Nebennucleolen wird ausgesagt, sie färben sich mit Gentiana und Eosin, das erstere ist basisch, das andere sauer! Es ist schon mehrmals ausgesprochen

[1] P. Mayer, Über Schleimfärbung. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 12. Bd. 1896 pag. 303–330.

worden, dass die mikrochemischen Reactionen keine Auskunft über die Natur des Objectes geben, dass dessen rein chemische Untersuchung dazu nothwendig ist. Diese wird für die meisten Objecte nicht nur geradezu unüberwindliche technische Schwierigkeiten darbieten, sondern auch selbst, wenn sie sich auch ausführen lässt, uns immer noch 2 Unbekannte übrig lassen: das X ist die Fixirungsflüssigkeit und das Y der complicirt gebaute organische Farbstoff, der, wenn auch seine Constitutionsformel und Darstellung bekannt ist, trotzdem je nach der Bezugsquelle verschiedene Eigenschaften haben kann.

Ein Hauptvorzug meiner Methode liegt also darin, dass ich als Farbe zwei in allen ihren Eigenschaften bekannte Reagentien benutzt habe und bloß durch verschiedene Procent- und Mischungsverhältnisse eine Reihe von Resultaten über die Nucleolarsubstanz erhalten habe, auf die man bisher theilweise nur durch Anwendung verschiedener Farbstoffe unbekannter Natur hingewiesen worden war.

2. Über das Verhalten des Eisenchlorids zum Schleime.

(Taf. 22 Fig. 31.)

Vor Kurzem hat P. Mayer[1] festgestellt, dass Submaxillarismucin, das man in essigsaurem Eisen quellen lässt, Eisen aufnimmt und es sehr fest hält. Darauf hin geprüfte Schnitte von Vertebraten und Mollusken nahmen keinen Eisenalaun auf, und essigsaures Eisen auch nur dann, »wenn die Objectträger, mit einer dünnen Schicht der Lösung bedeckt, einige Tage in einer feuchten Kammer liegen, nicht aber, wenn man sie in der Lösung senkrecht aufstellt«, wobei die Vermuthung ausgesprochen wird, dass die Luft irgend eine Rolle dabei spielt. Gegen die Blutlaugensalze hat sich bei Mayer's Versuchen der Schleim ablehnend verhalten.

Bei meinen obigen Untersuchungen machte ich die interessante Wahrnehmung, dass selbst bei der einfachen Behandlung mit Blutlaugensalz, wo also kein Eisen in das Präparat gebracht wird, sondern einzig und allein durch Umsetzung (bewirkt durch die Salzsäure) die Ferrocyanwasserstoffsäure gebildet wird, woraus durch den Sauerstoff der Luft Berlinerblau entsteht, der im Darmlumen liegende freie Schleim sich stark blau färbt. Die Schleimdrüsen des

[1] Mayer, citirt oben pag. 488.

Darmes selbst dagegen zeigten keine Spur einer Blaufärbung. Auch an anderen Stellen, wo die Schleimzellen reichlich auftreten, trat keine Reaction ein. Bei der zweiten zur Darstellung der Nebennucleoli angewandten Methode (50 ccm dest. Wasser + 10 Tropfen 0,5%iges Eisenchlorid + 5 Tropfen 1%ige Salzsäure) jedoch erhielt ich eine sehr schöne präcise und scharfe Färbung. Dabei stellte ich fest, dass nicht, wie MAYER angiebt, die Lösung nur dann wirksam ist, wenn sie in dünner Schicht auf das Präparat gegeben wird und lange einwirkt. Ich stellte die Schnitte $^1/_2$ Stunde in die Flüssigkeit, was vollkommen genügte. Der Luftzutritt ist nicht von Vortheil bei der Eisenaufnahme, da spielt die Säure eine Hauptrolle, sondern bei der Bildung des Berlinerblau-Niederschlages, und hierbei möchte ich immer anrathen, nur dünne Schichten (es genügen ja immer 1—2 Tropfen Ferrocyankalium resp. Salzsäure) auf das Präparat zu geben. Bei den mehr Eisen resp. Salzsäure enthaltenden Lösungen ist eine Mehraufnahme von Eisen und ein stärkerer Niederschlag fast ausgeschlossen, weil die schwache Flüssigkeit Alles leistet, was verlangt werden kann. Concentrirtere Reagentien schwächen die Reaction eher ab. Dem Schleime gegenüber verhält sich die Beize mit Eisenchlorid und Salzsäure genau wie das Mucicarmin MAYER's, d. h. die Schleimarten, die von jenem gefärbt werden, nehmen auch Eisen auf. Selbst die kleinen Unterschiede in der Stärke der Aufnahme bei verschiedenen Objecten, die dort constatirt wurden, treten auch hier zu Tage. In den Leberzellen werden gewisse Elemente sowohl vom Mucicarmin, als auch vom Eisen gefärbt. Andererseits nehmen die sogenannten eosinophilen Blutzellen der Lamellibranchiaten sehr gern selbst das schwach saure Eisenchlorid auf, Mucicarmin dagegen nie.

3. Über das Verhalten des Eisenchlorids zu den übrigen Geweben.

Wenn man auf einem Präparate, das mit der schwachen oder stärkeren Beize (50 ccm dest. Wasser + 10 Tropfen 0,5% Eisenchloridlösung + 5 resp. 15 Tropfen 1%iger Salzsäure) eine halbe Stunde behandelt wurde, die Berlinerblau-Reaction ausführt, mit destillirtem Wasser flüchtig abspült und nun einen Tropfen des 0,5%igen Eisenchlorids zusetzt, so bekommt man eine allgemeine Blaufärbung. Natürlich ist die erste Einwirkung des Eisenchlorids principiell nicht nothwendig, wesentlich dagegen die Behandlung mit Ferrocyankalium und Salzsäure; auch ohne Salzsäure bleibt die

Reaction aus. (Es sei denn, dass man das Präparat Tage lang beize). Da jedoch bei dem ersteren Verfahren die Salzsäure in wesentlich geringerer Stärke längere Zeit wirkt, und man zugleich, wenn etwa Drüsen vorhanden sind, weil diese das Eisen sehr stark an sich reißen, eine Differenzirung des Präparates erhält, so ziehe ich jenes Verfahren vor. Gerade die ganz schwache Säure wird von den Drüsen aufgenommen, während bei nur mäßig langer Einwirkung der 1%igen Säure die Affinität fast ganz verloren geht, ob durch Umsetzung, Lösung oder sonst einen chemischen Process, bleibt noch unentschieden. Die Musculatur hingegen tritt bei der 1%igen Säure stärker hervor, wobei jedoch die stärkere Quellung stört.

Im Allgemeinen bekommen wir eine Färbung, die etwa der eines mit Eosin, Indigcarmin etc. gefärbten Präparates entspricht.

4. Über das Verhalten anderer Eisensalze.

Von anderen Eisensalzen prüfte ich das essigsaure und das weinsteinsaure Salz. Von den Resultaten will ich nur einige hervorheben, da in einer späteren Arbeit genauer auf die Einzelheiten eingegangen wird.

Von beiden Salzen wurde eine concentrirte Lösung hergestellt und diese im Verhältnis von 1 : 200 verdünnt, so dass sie der früheren Eisenchloridlösung entsprach. Von diesen Stammlösungen wurden wie dort wieder verdünnte Lösungen gebraucht. Als Untersuchungsobjecte diente der Nebennucleolus von *Pholas* und der Schleim von *Mytilus*.

Auf den Nebennucleolus war die Einwirkung der ganz dünnen Lösung des weinsteinsauren Salzes (50 ccm dest. Wasser + 10 Tropfen 0,5%igen weinsteins. Eisens) am besten. Eine ähnliche Lösung des essigsauren Salzes ergab bei gleicher Einwirkungsdauer ($^1/_2$ Stunde) viel schlechtere Resultate, da nur ein schwacher Niederschlag hervorzubringen war. Sehr interessant war das Verhalten des Nebennucleolus, wenn ein Tropfen des 0,5%igen essigsauren Eisens, selbst nur auf kurze Zeit, auf das Präparat gegeben wurde: in der Nebennucleolarsubstanz war kein blauer Niederschlag mehr zu erzeugen.

Noch interessanter ist das Verhalten dieser beiden Salze dem Schleime gegenüber. So wurde das weinsteinsaure Eisen, mochte es nun concentrirt (0,5%ige Lösung) oder verdünnt (10 Tropfen des 0,5%igen + 50 ccm dest. Wasser) angewendet werden, nie vom

Schleime wirklich aufgenommen. Nur die periphere Partie der Schleimzelle zeigte gewöhnlich einen blauen Rand, während das Innere fast farblos blieb. Ähnlich verhielt sich auch das essigsaure Eisen: hier nahmen die Drüsen ganz geringe Mengen auf, was jedoch zu dem aus dem Eisenchlorid aufgenommenen Eisen in gar keinem Verhältnisse steht. Andere Drüsen aber, die vom Mucicarmin und Eisenchlorid wenig aufgespeichert hatten und leer erschienen, traten bei diesem Salze scharf hervor, was auf eine andere Drüsenform hinweist. Eine weitere Eigenthümlichkeit des essigsauren Salzes besteht darin, dass von der Musculatur aus schwachen Lösungen kein und auch aus starken nur wenig Eisen aufgenommen wird.

Ein ganz principieller Unterschied zwischen dem Eisenchlorid einerseits und dem essigsauren und weinsteinsauren Eisen andererseits besteht darin, dass die beiden letzteren, mögen sie in schwacher oder starker Lösung einwirken, stets eine allgemeine Färbung etwa wie Eosin hervorrufen.

Aus diesen Vergleichsversuchen geht also hervor, dass das Eisenchlorid in Verbindung mit freier Salzsäure die weitaus brauchbarsten Resultate liefert.

Wir haben, wie ich aus einander gesetzt habe, in ihm ein außerordentlich feines Reagens auf die Nebennucleolarsubstanz, die Nucleolen überhaupt, gewisse Schleimdrüsen (sogenannte Mucindrüsen) und können mit ihm allgemeine Färbungen hervorbringen; wobei wir es immer in der Hand haben, je nach der Concentrationsstufe und dem Mischungsverhältnisse von Salz und Säure etwas ganz Bestimmtes darzustellen.

Neapel, Zoologische Station, im Juli 1896.

Erklärung der Abbildungen
auf Tafel 22.

Alle Figuren sind mit der Camera bei ungefähr 700facher Vergrößerung entworfen, nur Fig. 23 und 24 bei 300facher Vergrößerung.

Es ist: *H.N* Hauptnucleolus, *N.N* Nebennucleolus, *N* Nucleolus, *Va* Vacuole, *Chr* Chromosomen, *L* Leberzellen, *D.E* Darmepithel, *Dr* Drüse, *MR* Mantelrand.

Fig. 1—29 sollen das Verhältnis von Haupt- und Nebennucleolus darstellen; Fig. 30 und 31 demonstriren den Nucleolus und die Drüsen.

Fig. 1—8. Unreife Eier von *Mytilus gallo-provincialis*. Behandlung mit Ferrocyankalium und Salzsäure, Boraxcarmin.

Fig. 9—20. Unreife Eier von *Pholas dactylus*. Die Schnittpräparate kamen auf $^1/_2$ Stunde in 50 ccm dest. Wasser + 10 Tropfen 0,5%igen Eisenchlorid + 5 Tropfen 1%iger Salzsäure, dann Berlinerblau-Reaction, Paracarmin.

Fig. 21—24. Kerne unreifer Eier von *Pristiurus melanostomus*. Behandlung wie eben.

Fig. 25—29. Unreife Eier von *Sphaerechinus granularis*. Behandlung: Fig. 25 wie bei *Pholas*, aber ohne Nachfärbung; Fig. 26 statt 5 Tropfen 1%iger Salzsäure 15, ebenfalls ohne Nachfärbung. Fig. 27—29 wie 26, nur mit Boraxcarmin nachgefärbt.

Fig. 30 und 31. *Mytilus gallo-provincialis*. Behandlung: 1 Tropfen 0,5%iges Eisenchlorid + 1 Tropfen 1%ige Salzsäure, Berlinerblau-Reaction, Boraxcarmin.

Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen.

Von

Prof. Dr. Stefan Apáthy
in Kolozsvár.

Erste Mittheilung[1].

Mit Tafel 23—32.

Inhalt.

Seite

1. **Einleitung nebst Zusammenfassung der Resultate** 501
   A. Vorbemerkungen. Hirudineen und Lumbriciden, das günstigste Untersuchungsmaterial. Die Ursachen der Ungünstigkeit von Wirbelthieren 501
   B. Grundideen der Untersuchung. Umschreibung der Begriffe: Nervenzelle, Ganglienzelle, Nerv, leitende Elementarfibrille, leitende Primitivfibrille, Neurofibrille 504
   C. Weitere Resultate 509
2. **Eigene Beobachtungen (hauptsächlich an Hirudineen und Lumbriciden)** 516
   A. Die leitenden Primitivfibrillen in den Nerven und in der centralen Fasermasse. Neurofibrillen und Gliafibrillen 516
      a. Nachweis der leitenden Primitivfibrillen in den Nerven von Wirbellosen und Wirbelthieren 517
         In der Darmwand von *Pontobdella* durch Vorvergolden pag. 517. Der wellige Verlauf und die sonstige Beschaffenheit der leitenden Primitivfibrillen pag. 519. Ursachen der Varicosität pag. 519. Die l. P.

[1] Dieser ersten Mittheilung (1. Einleitung nebst Zusammenfassung der Resultate, 2. Eigene Beobachtungen, hauptsächlich an Hirudineen und Lumbriciden, 3. Ausführliche Beschreibung der Untersuchungsmethoden) wird, sobald es meine anderweitigen wissenschaftlichen Verpflichtungen erlauben, eine zweite folgen, und zwar: 4. Weitere Beobachtungen (hauptsächlich an Mollusken und Wirbelthieren), 5. Kritik der Beobachtungen von Anderen, 6. Allgemeine Betrachtungen.

Seite

im Connectiv von *Hirudo* durch Methylenblau dargestellt pag. 520. Vereinigung der Elementarfibrillen in den l. P. pag. 521. Die verschiedene Dicke der l. P. bei demselben Thier pag. 522. Andere Methoden, die l. P. auch bei anderen Wirbellosen darzustellen pag. 522. Die durch Nachvergoldung dargestellten l. P. pag. 523. Dieselben mit meiner Hämateïnlösung I. A pag. 523. Nachweis der Individualität und der Continuirlichkeit der l. P. pag. 524. Die l. P. in Wirbelthiernerven pag. 525.

b. Die Nervenstämme von *Hirudo*. Die Stütz- und Hüllvorrichtungen der Nerven und Ganglien 526

Die Zusammensetzung des vorderen queren Nervenstammes im *Hirudo*-Somit pag. 526. Die drei Arten von Primitivfibrillen darin pag. 527. Die starken, für sich umhüllten P. pag. 528. Der perifibrilläre Hof und die Scheide pag. 529. Verhalten dieser P. im Ganglion pag. 530. Jede kommt direct von einer Ganglienzelle pag. 530. Beweise für ihre motorische, cellulifugal leitende, Natur pag. 532. Bedeutung des hellen Hofes und der Scheide pag. 533. Der Übergang der Scheide in die Grenzschicht der centralen Fasermasse und, durch diese vermittelt, auf die Ganglienzellen pag. 533. Goldreaction der Gliafasern pag. 534. Die Gliakapsel, Tunica propria, der Ganglienpackete pag. 534. Die Beschaffenheit der Gliascheide der motorischen P. in den peripherischen Nerven pag. 536. Die Gliascheide der sensorischen Schläuche und der sensorischen Bündel pag. 536. Die Neurilemmscheide der *Hirudo*-Nerven pag. 537. Die Lymphspalten der Neurilemmscheide pag. 538. Die Nervenmuskeln pag. 538. Der Perineuralsinus pag. 539. Die Stütz- und Hüllvorrichtungen der Connective pag. 539. Das Gliagewebe der Connective pag. 540. Längsschnittbild des contrahirten Connectivs pag. 540. Querschnittbild des contrahirten Connectivs pag. 541. Querschnittbild des gestreckten Connectivs pag. 542. Querschnittbilder in verschiedenen Höhen pag. 542. Querschnittbild in der Höhe der Connectivkerne pag. 544. Die Neurilemmhülle des Ganglions pag. 545. Die Spaltung des Connectivs durch das eindringende Neurilemmbindegewebe in kleinere Bündel von Nervenfasern pag. 547. Bestandtheile der centralen Fasermasse pag. 548. Das Endothel des Perineuralsinus auf den Ganglien und Connectiven pag. 548.

c. Die mikrotechnische Differenzirung der Neurofibrillen, der Gliafibrillen und der (bindegewebigen) Collagenfibrillen 548

Die Unterschiede bei Nachvergoldung pag. 549. Bei Methylenblau-Ammoniumpikrat-Tinction pag. 549. Bei Tinction mit Hämateïnlösung I. A pag. 550. Bei meiner alten Doppelfärbung für Nerven pag. 550. Bei polychromer Färbung mit meiner Hämateïnlösung I plus Rubin und Ammoniumpikrat pag. 550. Bei Macerirungen pag. 551. Meine alte Darstellung des Connectivs der Hirudineen, namentlich nach Vorvergoldung pag. 551.

d. Vergleich der Nervenstämme von *Hirudo* mit denen von *Lophius*. Sensorische Schläuche und Bündel 552

Übereinstimmung der Bestandtheile der motorischen Nerven von beiden pag. 552. Die enge Vereinigung der l. P. im Anfangsstück des Achsencylinderfortsatzes der Wirbelthiere pag. 553. Die Befestigung der motorischen P. von *Hirudo* in ihren Hüllen pag. 553. Die Natur der Perifibrillärsubstanz pag. 558. Die P. der sensorischen Schläuche von *Hirudo* pag. 559. Die Beschaffenheit ihrer Interfibrillärsubstanz pag. 559. Ihre Größe und constante Anzahl in den Nervenstämmen pag. 560. Ihre Wand pag. 560. Die sensorischen Schläuche bei *Lophius* pag. 560. Das Verhalten der sensorischen Schläuche in der centralen Fasermasse von *Hirudo* pag. 561. Die feinsten Zweige und die sogenannten centralen »Endkolben« des hirschgeweihartigen, sensorischen Geästes pag. 562. Die aus ihnen austretenden l. P. (Elementarfibrillen) pag. 563. Schicksal und Bedeutung der letzteren

Seite

pag. 564. Das centrale diffuse Elementargitter pag. 566. Die Primitivfibrillen der sensorischen Bündel pag. 567. Die sensorischen Bündel in der centralen Fasermasse pag. 569. Die den sensorischen Bündeln entsprechenden Nervenfasern bei *Lophius* pag. 571. Die sensorischen Bündel und die Remak'schen Fasern pag. 572. Die sensorischen Schläuche, Neurochorde, in den Connectiven von *Pontobdella* pag. 573. Die drei Arten von Nervenfasern bei *Lumbricus* pag. 573. Bei anderen Wirbellosen pag. 574.

B. Die Nervenzellen und die Gliazellen der Hirudineen . 574

a. Die verschiedenen Arten von Zellkernen im Nervensystem. . . 575

Typus der kleinsten Kerne: Leukocytenkerne pag. 575. Der andere Zellkerntypus pag. 576. Die specifischen Kerne in den Nervenbahnen, ihr verschiedenes Vorkommen pag. 577. Vorkommen und Zahl der Nervenkerne pag. 577.

b. Die Zellen, zu denen obige Kerne gehören 578

Das zu den Nervenkernen gehörende Somatoplasma. Die Nervenspindel pag. 578. Verhältnis von Nervenspindel und Nervenfaser pag. 579. Zahl der Nervenkerne im vorderen Nervenstamm pag. 579. Die Schwierigkeit, zu entscheiden, wie viele Nervenkerne zu einer Nervenspindel gehören pag. 580. Ganglienzellen in den peripherischen Nerven. Wie sie sich von den Nervenzellen unterscheiden pag. 582. Die Nervenspindeln sind auch die Bildner der Gliascheide der peripherischen Nervenfasern pag. 584. In erster Linie produciren sie Neurofibrillen pag. 584. Die Connectivkerne sind Zellkerne von colossalen Nervenspindeln pag. 585. Die Leydig'schen Zellen sind keine Ganglienzellen, sondern vorwiegend Gliabildner pag. 586. Die Sternzellen der Ganglienzellenpackete sind Gliazellen pag. 588. Eben so die medianen Sternzellen für die centrale Fasermasse pag. 589.

c. Die Nerven- und Gliazellen bei anderen Hirudineen und anderen Wirbellosen 592

Bei *Pontobdella* pag. 592. Die Leydig'schen Zellen von *Pontobdella* pag. 592. *Lumbricus* pag. 593.

C. Die Ganglienzellen: ihre topographischen Beziehungen zu den leitenden Primitivfibrillen 594

a. Zahl, Größe und anatomische Beschaffenheit der Ganglienzellen von *Hirudo* 595

Anordnung der Ganglienzellen im Bauchstrang. Primäre und secundäre Symmetrie in der Anordnung. Unpaare Ganglienzellen pag. 595. Gleichheit der Zahl der Ganglienzellen eines Ganglions in verschiedenen Individuen von verschiedenem Lebensalter pag. 596. Die Größe der Ganglienzellen: vier Kategorien pag. 598. Ihre Form, Fortsätze in anatomischem Sinne pag. 598. Constantes Vorhandensein der Fortsätze mit constanten Verzweigungen pag. 601. Pluripolare Ganglienzellen die ursprünglichere Form pag. 601. Verhältnis des Stielfortsatzes zum Achsencylinderfortsatz oder Axōn der Wirbelthierganglienzelle pag. 603.

b. Histologische Beschaffenheit der Ganglienzelle von *Hirudo* . . 603

Die großen G.: Gliazonen, Zonen des Zellkörpers pag. 603. Die äußere Alveolarzone pag. 603. Die äußere Chromatinzone pag. 604. Die innere Alveolarzone pag. 605. Die innere Chromatinzone pag. 605. Die Perinuclearzone, das Centrosoma pag. 605. Der Zellkern pag. 606. Der Stielfortsatz pag. 606. Die mittelgroßen und kleinen Ganglienzellen pag. 607. Eine neue färberische Differenzirung der Zonen pag. 607.

c. Das Neurofibrillengitter in den Ganglienzellen von *Hirudo*. . . 608

Methylenblau-Bilder pag. 608. Hämateïn-Bilder pag. 609. Gold-Bilder pag. 609. Zwei Typen pag. 610. Typus *G* pag. 610. Typus *K* pag. 614. Verlauf der Neurofibrillen in beiden Typen pag. 617.

Seite

d. Andere Hirudineen 618

Gnathobdelliden pag. 618. Rhynchobdelliden, namentlich *Branchellion*, *Pseudobranchellion* und *Clepsine* pag. 618.

e. Die Ganglienzellen von *Lumbricus* 620

Größe und Form pag. 620. Mangel an unipolaren Ganglienzellen pag. 621. Der Zellkörper pag. 622. Fehlen einer Membrana propria pag. 623. Der Kern pag. 623. Das Leitende: Fortsätze pag. 624. Die Neurochorde pag. 624. Das Neurofibrillengitter im Zellkörper pag. 625.

f. Die Ganglienzellen der Wirbelthiere 628

Bestätigung der Grundthese pag. 629. Übereinstimmung mit dem Ganglienzellentypus von *Lumbricus* pag. 629. Unipolare Ganglienzellen im Rückenmark von *Lophius*: die FRITSCH'schen colossalen Ganglienzellen pag. 629. Achromatische Fortsätze: Lagerung der Neurofibrillen in der Nähe der Ganglienzelle und im weiteren peripherischen Verlauf des Achsencylinders pag. 630. Die chromatischen Fortsätze. Bei *Lophius* und *Triton* und bei *Bos* pag. 631. Fehlen einer inneren Gliazone, einer Membrana propria der Ganglienzelle pag. 631. Beschaffenheit und Lagerung der chromatischen Formationen des Zellkörpers pag. 631. Der Zellkern pag. 632. Die Neurofibrillen in den chromatischen und achromatischen Fortsätzen pag. 632. Das Neurofibrillengitter im Somatoplasma. Beobachtungen von früheren Autoren pag. 633. Die sympathischen Ganglienzellen pag. 635.

D. Anastomosen zwischen Ganglienzellen im Centrum und an der Peripherie 636

a. Allgemeines über Anastomosen 636

Kriterium der leitenden Anastomose pag. 636. Eintheilung der beobachteten Formen pag. 637.

b. Beispiele von leitenden und nicht leitenden Anastomosen . . . 638

Die Darmwand von *Pontobdella*, ein klassisches Object zum Studium von A. pag. 638. Der Fall 1 b pag. 638. Der Fall 1 a pag. 640. Die Gruppe 3. Wesshalb sie im Centralnervensystem von Hirudineen so selten ist pag. 641. Häufigeres Vorkommen bei *Lumbricus* pag. 641. Form 3 a an der Peripherie bei *Hirudo* pag. 641. Form 3 c ebendort pag. 642. Andere Formen pag. 643.

E. Beziehungen der Neurofibrillen zu den Zellen am peripherischen Ende der Nervenspindeln 643

a. Die Sinneszellen bei Hirudineen 644

aa. Die epidermalen Sinneszellen 644

Vorkommen pag. 644. Die Tastkegelchen bei Rhynchobdelliden pag. 644. Bei Gnathobdelliden pag. 644. Das typische Tastkegelchen pag. 644. Eingehende Schilderung eines Tastkegelchens am Mundrande von *Hirudo* pag. 645. Die Cuticula pag. 645. Die Subcuticula pag. 646. Endäste von Hautmuskeln pag. 646. Bindegewebsfibrillen pag. 647. Blutcapillaren pag. 648. Lymphcapillaren pag. 648. Ausführungsgänge von einzelligen Drüsen pag. 649. Deckepithelzellen pag. 649. Stützepithelzellen pag. 650. Sinneszellen pag. 651. Kleine Ganglienzellen pag. 653. Freie Neurofibrillen pag. 653. Die Nerven der Tastkegelchen pag. 653. Eintritt der sensorischen Primitivfibrille in die Sinneszelle pag. 654. Deutlichkeit der bezüglichen mikroskopischen Bilder pag. 655. Weiteres Verhalten der leitenden Primitivfibrille in der epidermalen Sinneszelle pag. 655. Austritt von Neurofibrillen aus der e. S. pag. 656. Erklärung der abgebildeten Fälle pag. 658.

bb. Die Retinazellen oder subepidermalen Sinneszellen 659

Definition pag. 659. »Große helle Zellen« der früheren Autoren. Wahl einer Benennung pag. 660. Herbeiziehen von Rhynchobdelliden zur Schilderung. *Pseudobranchellion* pag. 660. Die freiliegenden

Seite

subepidermalen Sinneszellen pag. 661. Ihre Structur pag. 661. Der Glaskörper pag. 662. Der Zellkern pag. 663. Das Somatoplasma pag. 664. Die in die subepidermale Sinneszelle eintretende leitende Primitivfibrille pag. 664. Das Neurofibrillengitter in der s. S. pag. 665. In jede Retinazelle des Auges tritt eine leitende Primitivfibrille ein: der Augennerv, eine schöne Illustration der Individualität und Continuirlichkeit der leitenden Primitivfibrillen pag. 666. Neun Retinazellen sind im Auge von *Pseudobranchellion* in der Regel enthalten. Zusammensetzung des Auges pag. 666. Die Pigmentzellen pag. 667. Regelmäßige Orientirung der Retinazellen im Auge pag. 668. Der Augennerv enthält neun leitende Primitivfibrillen, welche als gesonderte Gruppe in den subösophagalen Theil des Schlundringes hinein zu verfolgen sind pag. 668. Das Auge von *Pseudobranchellion* ist weder anatomisch noch physiologisch mit epidermalen Sinneszellen, einem bestimmten Tastkegelchen, verbunden pag. 669. Näheres über den abgebildeten Fall pag. 670. Die Retinazellen und subepidermalen Sinneszellen bei *Hirudo* pag. 671. Worin unterscheiden sie sich von denen bei *Pseudobranchellion* pag. 671. Ihr Glaskörper pag. 672. Somatoplasma pag. 672. Kern pag. 673. Die Primitivfibrille. Das Neurofibrillengitter pag. 673. Anastomosen durch Neurofibrillenbrücken pag. 676. Der Augennerv: Anatomie des Auges pag. 677. Der Augennerv: Zahl der leitenden Primitivfibrillen darin pag. 679. Orientirung der Retinazellen im Auge von *Hirudo* und *Aulastoma* pag. 679. Das Auge der Hirudiniden wird gegen die Lichtstrahlenrichtung, das von *Pseudobranchellion* in der Lichtstrahlenrichtung innervirt pag. 680. Epidermale Sinneszellen sind auch vom *Hirudo*-Auge keine integrirenden Bestandtheile pag. 681. Der intraocelläre Augenmuskel pag. 681. *Aulastoma* pag. 682. Verhältnis der Beschaffenheit des Neurofibrillengitters in den Retinazellen zum Sehvermögen pag. 683.

ec. Die freien Verästelungen von leitenden Primitivfibrillen in der Haut 684

Beispiele einer intercellulären sensorischen Endverästelung p. 684. Peripheres diffuses Elementargitter in der Subcuticula pag. 685.

b. Das leitende Element in den Muskelfasern von *Pontobdella* . . 685

In den Muskelfasern ist das Neurofibrillengitter nicht geschlossen pag. 685. *Ascaris*, *Lumbricus*, Hirudineen, *Anodonta*, *Unio*, *Rana*, *Triton* pag. 686. Die Innervirung, dargestellt durch Vorvergoldung ohne Differenzirung des eigentlich Leitenden pag. 686. Beschaffenheit der Hirudineen-Muskelzelle pag. 687. Endverästelungen pag. 688. Querbrücken zwischen parallelen Muskelfasern. Muskulatur der Darmwand von *Pontobdella* pag. 688. Verschmelzung von sehr verjüngten Muskelästen mit dünnen Nervenästen pag. 689. Innervirung der Darmmuskelfasern pag. 690, der Fasern des Hautmuskelschlauches pag. 690. Beweis dafür, dass die zwei Schichten von diagonalen und die Schicht der circulären Muskelfasern zusammenwirken pag. 691. Innervirung der Muskelfasern an mehreren Stellen pag. 691. Darstellung der Innervirung nach Präparaten mit differenzirten leitenden Primitivfibrillen pag. 692. Weitere intramusculäre Verästelung der leitenden P. pag. 693. Der Nerveneintrittswulst pag. 694. Die leitende Bahn endigt in der Muskelfaser nicht. Intermusculäres Elementargitter pag. 694. Beschreibung der abgebildeten Stelle pag. 695. Die Zwischenleisten der contractilen Rinde sind Vermittler des Nervenreizes, wie bei *Ascaris* pag. 696.

c. Das leitende Element in den Flimmerzellen 697

Principielle Übereinstimmung mit der Innervirung der Muskelzellen pag. 697. *Lumbricus*, *Anodonta* und *Unio* pag. 697. Die Flimmerzellen des Mitteldarmes von *Anodonta* und *Unio*. Feinere Beschaffenheit. Engelmann pag. 697. Meine Goldpräparate. Die Zellen mit dem Fibrillenpinsel oder -Conus auf der Typhlosolis pag. 698. Bei gewöhnlicher Beleuchtung pag. 699. Starker Pleochroismus der Strahlen des intracellulären Fibrillenconus pag. 704. Derselbe Grad

Seite

von Pleochroismus bei leitenden Primitivfibrillen. Auch nach Methylenblautinction pag. 705. Das Bild der Zellen mit dem Fibrillenconus zwischen gekreuzten Nicols. Sehr starke Doppelbrechung der Strahlen pag. 705. Die größte Farbendifferenz zwischen Cilien und Fibrillenstrahlen pag. 706. Charakter der Doppelbrechung pag. 707. Der Fibrillenconus besteht aus Neurofibrillen und ist nicht die intracelluläre Fortsetzung der Cilien pag. 707.

Anhang 708

A. Neurofibrillen in muskellosen Gefäßwänden 708

B. Neurofibrillen in der Wand der Sammelblase des Nephridiums 709

C. Neurofibrillen in gewöhnlichen Epithelzellen 710

3. Über die Methoden der färberischen Differenzirung der Neurofibrillen . 711

A. Die Tinction des frischen Objectes mit Methylenblau . 712

B. Die Tinction des conservirten Objectes mit Hämateïnlösung I.A 712

Vorzüge der Methode gegenüber der Nachvergoldung pag. 712. Mit der Nachvergoldung gemeinsame Vorzüge vor allen anderen Methoden pag. 713. Nachtheile gegenüber der Nachvergoldung pag. 713. Mit der Goldmethode gemeinsame Mängel pag. 713. Das Verfahren pag. 714. Das Object: *Clepsine*, *Hirudo*, *Aulastoma*, *Pseudobranchellion*, *Branchellion*, *Pontobdella* und *Lumbricus*, *Astacus*, *Anodonta*, *Unio*, *Helix*, *Amphioxus*, *Petromyzon*, *Lophius*, *Triton*, *Bos* pag. 714. Die Fixirung pag. 715. Aufbewahren des Materials pag. 715. Größe der Stücke pag. 715. Die Färbung. Die Hämateïnlösung I.A pag. 715. Einbetten pag. 717. Einschluss pag. 718.

C. Die Vergoldung des frischen und des fixirten Objectes: Vor- und Nachvergoldung 718

a. Allgemeines 718

Tinctionscharakter der Vorvergoldung, pag. 718, der Nachvergoldung pag. 719. Reine Tinction und keine Imprägnirung pag. 719. Hauptbedingung des Gelingens: starke, allseitige Durchlichtung pag. 720. Verfahren bei der Vergoldung pag. 720. Das Untersuchungsmaterial pag. 721. Größe der zu vergoldenden Stücke pag. 721. Die Goldsalzlösung pag. 722. Ihre Quantität pag. 723. Einwirkungsdauer pag. 723. Art und Weise des Einlegens des Objectes pag. 723. Das Medium, worin die Tinction erfolgt pag. 724. Die Quantität des sauren Wassers pag. 725. Die Lage des Objectes während der Tinction pag. 725. Das Durchlichten pag. 726. Einfluss des Oxygens pag. 727. Dauer des Durchlichtens pag. 727. Die Resistenz der Goldtinction. Einschlussmedien. Macerirbarkeit pag. 727.

b. Vorvergoldung: Specielles 728

c. Nachvergoldung: Specielles 729

Verfahren bei Wirbellosen pag. 729, bei Wirbelthieren pag. 729 in der Anmerk. Erläuternde Bemerkungen. Fixirung pag. 730. Differenzirung der leitenden Primitivfibrillen bei Vorvergoldung pag. 731. Dauer der Tingirbarkeit des Leitenden pag. 731. Die Schnittdicke pag. 732. Grad der Schädlichkeit der in Anwendung kommenden Medien pag. 732. Die Glastuben zum Aufstellen der Schnittreihen pag. 733. Die Belichtung: Bedingungen der erwünschten Wirkung der Lichtstrahlen pag. 733.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel 23—32 734

a. Allgemeine Erklärung 734

b. Erklärung der Zeichen und Buchstaben 735

c. Die einzelnen Tafeln 737

Taf. 23 pag. 737. 24 pag. 738. 25 pag. 739. 26 pag. 740. 27 pag. 741. 28 pag. 742. 29 pag. 743. 30 pag. 745. 31 pag. 746. 32 pag. 747.

1. Einleitung nebst Zusammenfassung der Resultate.

A. Vorbemerkungen. Hirudineen und Lumbriciden, das günstigste Untersuchungsmaterial. Ursachen der Ungünstigkeit von Wirbelthieren.

Unter dem am Kopfe dieser Mittheilung befindlichen Titel habe ich im Herbst des vergangenen Jahres auf dem 3. internationalen Zoologencongress zu Leiden einen Vortrag gehalten und die Gelegenheit des Zusammentreffens einer größeren Anzahl von Fachgenossen dazu benutzt, um eine Reihe von Präparaten, die als Belege für meine Beobachtungen dienen, zu demonstriren. Und zwar wurden folgende Gegenstände an folgenden Objecten demonstrirt:

1. Die leitende Substanz (die leitenden Primitivfibrillen, Elementarfibrillen etc.) bei Wirbellosen, namentlich bei Hirudineen, *Lumbricus*, *Branchiobdella*, *Anodonta*, *Helix*, *Astacus*.

2. Die leitende Substanz bei Wirbelthieren, namentlich *Lophius*, *Rana*, *Triton*, *Lepus*.

3. Motorische und sensorische leitende Bahnen und Primitivfibrillen: unterscheidende Merkmale. Bei *Hirudo*, *Pseudobranchellion*, *Lumbricus*, *Lophius*, *Triton*, *Lepus*.

4. Die Nervenzelle. (Hierher vielleicht auch die Zellen der Spinalganglien von Wirbelthieren.) Die topographischen Beziehungen der leitenden Primitivfibrillen zu ihr bei Hirudineen, *Lumbricus*, *Lophius*, *Triton*.

5. Die anatomischen Beziehungen der Ganglienzellen zu anderen Zellarten und zu einander:

a. Die ursprünglichen Zellbrücken in der in ihre Schichten zerlegten, ausgebreiteten Körperwand von kugeligen und ovalen *Nephelis*-Embryonen und in Schnittreihen aus *Squatina*- und *Torpedo*-Embryonen.

b. Anastomosen zwischen Ganglienzellen in der Darmwand von *Pontobdella*, an der Peripherie im Kopfe von *Clepsine* und *Pseudobranchellion*, im Centralnervensystem von *Hirudo*, *Lophius*, *Triton*, *Lepus*.

c. Die Verflechtungen der centralen Fortsätze von Nervenzellen mit bloß in anatomischer Hinsicht so zu bezeichnenden Fortsätzen von Ganglienzellen. Continuirlicher Übergang von Primitivfibrillen aus einer leitenden Bahn in die andere im Centrum und an der Peripherie. Bei *Hirudo*, *Lumbricus*, *Pseudobranchellion*, *Lophius*, *Triton*.

6. Die topographischen Beziehungen der leitenden Primitivfibrillen zu den Ganglienzellen bei *Hirudo*, *Pontobdella*, *Pseudobranchellion*, *Lumbricus*, *Lophius*, *Triton*.

7. Die topographischen Beziehungen zu den Sinneszellen bei *Hirudo*, *Aulastoma*, *Pseudobranchellion*, *Unio* und *Anodonta*,

8. zu den Muskeln bei *Pontobdella* und *Hirudo*,

9. zu den Flimmerzellen bei *Anodonta* und *Unio*, zu den Drüsenzellen und zu den Wänden der Capillargefäße bei *Hirudo*[1].

10. Freie Endigungen der leitenden Primitivfibrillen an der Peripherie bei *Hirudo* und *Lumbricus*.

Die demonstrirten Präparate sind nach verschiedenen Methoden hergestellt, deren Resultate sich gegenseitig ergänzen und verstärken. Die wichtigsten Methoden sind meine Goldchlorid-Ameisensäure-Tinction, meine Methylenblau-Tinction, eine Tinction der leitenden Primitivfibrillen mit meiner Hämateinlösung I. A nach Sublimat- und Sublimatalkohol-Fixirung, Dreifachfärbung mit derselben Lösung plus Ammoniumpikrat und Rubin besonders nach Fixirung mit der Zenker'schen Flüssigkeit, andere Tinctionen namentlich nach Osmiumtetraoxyd und Osmiumgemischen, alle bei Paraffin-Celloidin- und Gelatine-Serien.

Ich war bisher daran verhindert, diese zum Theil bereits vor langen Jahren erhaltenen Resultate, von welchen allerdings mehrere Fachgenossen durch persönliche Demonstrationen bei verschiedenen Gelegenheiten schon früher in Kenntnis gesetzt wurden, in Wort und Bild ausführlicher zu veröffentlichen. Auch in dieser Mittheilung muss ich mich auf einen Theil meiner Beobachtungen beschränken. Das Hauptgewicht werde ich diesmal auf die Schilderung von Verhältnissen bei Hirudineen und Lumbriciden legen. Ich glaube desshalb am besten mit diesen zu beginnen, weil die Hirudineen und die Lumbriciden in Betreff der feineren Beschaffenheit des Nervensystems, namentlich für die Demonstration der leitenden Primitivfibrillen in ihren Beziehungen zu allerlei Zellen, so weit meine Erfahrung reicht, die günstigsten Objecte sind. Bei anderen Objecten wird man Vieles, was hier mitgetheilt werden soll, nur dann erkennen und deutlich sehen, wenn man sich von jenen Structurverhältnissen erst bei den erwähnten Objecten überzeugt hat.

[1] Gegenwärtig bin ich im Stande, die leitenden Primitivfibrillen u. A. auch in verschiedenen Zellarten des Nephridialsystems, so in den Wandzellen der Sammelblase, in den Excretionszellen etc. bei *Hirudo* und *Aulastoma* zu demonstriren. Die Wandzellen der Sammelblase von *Hirudo* s. Taf. 32 Fig. 4.

So sehr günstig sind Hirudineen und Lumbriciden aus folgenden Gründen. Erstens sind bei ihnen die leitenden Primitivfibrillen, von deren Erkennbarkeit und leichtem Verfolgen ja Alles abhängt, an und für sich verhältnismäßig sehr stark und nicht allzu dicht gelagert. Zweitens sind bei ihnen die leitenden Primitivfibrillen durch Goldchlorid-Ameisensäure, durch Methylenblau und Hämateïnlösung I. A, die drei wirksamsten Mittel ihrer Darstellung, am leichtesten zu tingiren und sehr scharf zu differenziren, ja sogar optisch zu isoliren. Drittens wird der gesammte feinere Bau ihres Nervensystems durch Mittel, deren Einwirkung die specifische Tinction der leitenden Primitivfibrillen nicht nur nicht beeinträchtigt, sondern eher bedingt, in ganz befriedigender Weise fixirt. Viertens ist bei ihnen die Lage und die Beschaffenheit des Nervensystems sowohl für das Herauspräpariren als auch für die Untersuchung der einzelnen Elemente in situ, in Flächenpräparaten sehr günstig, endlich auch die Größe der verschiedenen Gewebselemente hinreichend.

Dagegen sind, wegen Unerfüllbarkeit der erwähnten Bedingungen, gerade die Wirbelthiere am ungünstigsten, also leider diejenigen Objecte, die für manche maßgebende Anatomen allein in Betracht zu kommen scheinen, welche, wenn sie es auch nicht offen sagen, doch in der That so thun, als ob nur was bei Wirbelthieren nachgewiesen ist, für sie existirte, und sie das Übrige nicht zu berücksichtigen brauchten, außer wenn es gut in ihre Schemata hineinpasst. Indessen meine ich, und meinen im Geheimen wohl auch jene Herren, dass das Nervensystem auch eines Blutegels im Wesentlichen ebenso beschaffen ist und ebenso functionirt, wie das eines Menschen. Wenn also gewisse bei diesen »niederen« Thieren constatirte Thatsachen sich nicht so ohne Weiteres auch bei Wirbelthieren constatiren lassen, so ist das kein Grund dafür, sie überhaupt nicht zu berücksichtigen; es müsste eher dazu anspornen, alle Mittel und Methoden aufzuwenden, die technischen Schwierigkeiten, die das Erhalten von ähnlichen Resultaten verhindern, auch bei Wirbelthieren zu überwinden. Damit gewinnt die Wissenschaft nichts, wenn man in das für das Nervensystem der Wirbelthiere aufgestellte Schema mit aller Gewalt auch die Wirbellosen hineinpresst und bloß die Verhältnisse des Wirbelthier-Nervensystems auch bei diesen aufzufinden sucht. Der einzig richtige Weg ist, zuerst die um so Vieles einfacheren und auch theoretisch instructiveren Verhältnisse bei Wirbellosen mit mehr Sorgfalt und mit etwas ernstlicherem Kraftaufwand klarzulegen. Man mache nicht bloß gelegentlich und bloß,

um die Waffe einer Modemethode zu prüfen, Korsarenausflüge auf dieses Gebiet. Dann wird man in den hier gewonnenen Thatsachen endlich auch den Schlüssel für das richtige Verständnis des Nervensystems der Wirbelthiere finden.

Ich selbst habe manche früher bloß bei Wirbellosen gesehene und mitgetheilte Thatsachen bereits auch bei Wirbelthieren nachweisen können. Diesmal werde ich mich aber, wie erwähnt, auf erstere beschränken und bloß gelegentlich etwas, was sich auf letztere bezieht, der Vollständigkeit und Verständlichkeit halber hinzufügen. Ich werde zufrieden sein, wenn es mir gelingt, den Leser von der Richtigkeit einiger grundlegender Beobachtungen endgültig zu überzeugen. Als Beweise standen mir in Leiden meine Präparate selbst zur Seite. Und andere Beweise, als unsere Präparate können wir Morphologen für unsere Beobachtungen überhaupt nicht in die Schranken führen. Ich muss desshalb versuchen, dem Leser einen möglichst genauen Begriff von diesen mikrographischen Belegen zu verschaffen, muss also die beweisenden Stellen der Präparate ausführlich beschreiben oder, was noch zweckmäßiger ist, so gewissenhaft wie nur möglich, abbilden. Das Hauptgewicht werde ich demnach auf die Abbildungen und deren Erklärung legen. Damit aber dieselben Belege Jedermann sich auch selbst verschaffen könne, glaube ich dem Leser auch eine ausführliche Schilderung meiner Methoden schuldig zu sein.

Um jedoch verstanden zu werden, muss ich zuerst meine ganze Auffassung des Nervensystems kurz aus einander setzen, zu welcher mich meine Beobachtungen, auch solche, die in dieser Mittheilung noch nicht näher geschildert werden sollen, geführt haben.

B. Grundideen der Untersuchung. Umschreibung der Begriffe: Nervenzelle, Ganglienzelle, Nerv, leitende Primitivfibrille, leitende Elementarfibrille, Neurofibrille.

Vom feineren Bau des Nervensystems überhaupt und besonders von dessen Function kann sich, wie ich es schon oft hervorgehoben habe, nur Derjenige einen richtigen Begriff machen, welcher die wirkliche histologische Beschaffenheit der leitenden Substanz kennt. Und gerade darüber ist man noch keineswegs einig. Es giebt noch immer manche Forscher, welche den wesentlich fibrillären Charakter der leitenden Substanz und besonders die Continuirlichkeit und Individualität der leitenden Primitivfibrillen leugnen.

Desshalb will ich noch einmal, und zwar diesmal an der Hand von ganz unangreifbaren mikroskopischen Bildern zeigen, wie die leitende Substanz in den leitenden Bahnen der eigentlichen Nerven an der Peripherie und im Centrum aussieht, damit man sie bei den weiteren Schilderungen auch in den Ganglienzellen, in den Sinneszellen, in den Muskelzellen, in Flimmerzellen, Drüsenzellen etc., wo die leitende Substanz hineinwächst und eigenthümliche topographische Beziehungen innerhalb des Zellleibes eingeht, endlich auch in der Wand der Capillargefäße und bei den intercellulären freien Endigungen[1] wieder erkenne. Um aber Missverständnissen vorzubeugen und dem Leser die Mühe des Nachschlagens in meinen früheren Mittheilungen zu ersparen, will ich wieder vorausschicken, was ich unter Nervenzelle im Gegensatz zur Ganglienzelle verstehe und demonstriren zu können glaube.

Auf die eigentlichen Beweise dieses von mir bereits vor 12 Jahren betonten Unterschiedes, den ich seither bei mehreren Gelegenheiten aus einander gesetzt habe, will ich jetzt nicht eingehen; ich sage einfach, was nach meiner Meinung und in meinen Präparaten Nervenzelle und was Ganglienzelle ist. Mag man diesen histologischen und histogenetischen, besonders aber physiologischen Unterschied anerkennen oder nicht, mit dieser Unterscheidung wird sich das, was ich zeigen will, besser gruppiren lassen und mein ganzer Ideengang übersichtlicher erscheinen. Das Hauptgewicht will ich ja auf gewisse bisher, wie ich glaube, noch nicht beobachtete Thatsachen

---

[1] Wenn ich auch hier und da schlechthin von Nervenendigungen spreche, so will ich doch gleich hier von vorn herein betonen, dass ich eine Endigung der leitenden Primitivfibrillen nirgends mit Sicherheit constatiren konnte; ich kann nur sagen, bis wie weit ich eine leitende Primitivfibrille, oft wohl bereits Elementarfibrille, an einer bestimmten Stelle meiner Präparate zu verfolgen im Stande bin; in den meisten Fällen ist es im Gegentheil ganz sicher zu sehen, dass die betreffende Fibrille bloß aus technischen Gründen nicht noch weiter zu verfolgen ist, wo sogar die optischen Fähigkeiten unserer heutigen Mikroskope dazu noch hinreichen würden. Die verschiedenen Gebilde, mit welchen die Nerven nach den Autoren im Centrum und an der Peripherie endigen, bedeuten, wie bewiesen werden soll, noch keineswegs das Ende der anatomisch differenzirten leitenden Bahn. Diese scheint mir sogar, im ausgebildeten Organismus, in Form von mikrotechnisch darstellbaren leitenden Primitiv- oder Elementarfibrillen sowohl peripherisch als auch central ununterbrochen zu sein und in sich zurückzukehren, etwa in der Weise, wie die im anatomischen Sinne arteriellen Blutbahnen durch Vermittelung des Capillargefäßnetzes (eigentlich ebenfalls Gitters) in die venösen Bahnen übergehen.

legen, und es ist mir vorläufig gleichgültig, ob die Ansichten, durch welche ich jene Thatsachen in Zusammenhang zu bringen versuche, Anklang finden oder nicht, wenn es mir nur gelingt, die Unbestreitbarkeit von jenen darzuthun.

Ganglienzelle und Nervenzelle sind, wenigstens im entwickelten Organismus und bei den Cölomaten, verschiedene Zellarten. Die Nervenzelle ist der Muskelzelle vollkommen analog gebaut. Sie producirt leitende Substanz in der Weise, wie die Muskelzelle contractile Substanz. Die leitende Substanz besteht im Wesentlichen aus leitenden Primitivfibrillen (mit einem allgemeineren Ausdruck: Neurofibrillen), ebenso wie die contractile Substanz aus contractilen Primitivfibrillen (mit dem entsprechenden allgemeineren Ausdruck: Myofibrillen). Die leitenden Primitivfibrillen bei Wirbellosen deutlich darzustellen, ihre Natur näher zu bestimmen und sie im Nervensystem einzeln genau zu verfolgen, ist mir zuerst, zum Theil schon vor mehreren Jahren (bereits 1885), gelungen. Sie wachsen einerseits gegen das Centrum in die Ganglienzellen (Taf. 25 Fig. 3, 6, Taf. 27 Fig. 7, Taf. 28 Fig. 1—9), andererseits gegen die Peripherie in Sinneszellen (Taf. 26 Fig. 3, Taf. 28 Fig. 12, Taf. 29 Fig. 5, 6, 11, Taf. 30 Fig. 1—4, Taf. 31 Fig. 4—9) oder Muskelzellen etc. hinein. Sie durchsetzen die Ganglienzelle entweder im Ganzen und Großen nach Richtungen der Meridiane bald direct (Taf. 28 Fig. 1, 2, 10 u. 11), bald bilden sie dabei ein mehr peripherisch gelagertes (Taf. 28 Fig. 4 bis 6), oder den ganzen Zellleib durchwebendes Geflecht (Taf. 26 Fig. 6, Taf. 28 Fig. 8 u. 9); oder sie verschmelzen im Zellleib zu zwei Gitterwerken, von denen das eine in der peripherischen Zone der Zelle liegt und durch radiäre Balken in das andere, centrale Gitterwerk übergeht, welches, oft wie eine Gitterkugel (*Hirudo*: Taf. 28 Fig. 7), mehr oder weniger eng den Kern der Zelle umgiebt (ohne je mit ihm in Verbindung zu treten). Aus den Ganglienzellen treten sämmtliche Primitivfibrillen, in verschiedener Weise gruppirt, wieder heraus und begeben sich entweder in eine andere Ganglienzelle, oder schreiten — nachdem sie sich zu einem Bündel (seltener zu zweien oder mehreren, aber immer wenigen) vereinigt haben (welches bei Hirudineen und *Lumbricus* zu einer starken Primitivfibrille wird, s. Taf. 26 Fig. 6, Taf. 28 Fig. 7 bis 9) und motorisch geworden sind — zu den Muskelfasern (Taf. 32 Fig. 1 bis 3). Von anderen Ganglienzellen führen solche Primitivfibrillen zu den Drüsenzellen (Taf. 32 Fig. 4), zu Gefäßcapillaren (Taf. 29 Fig. 14) etc.

Die Ganglienzelle ist also gewissermaßen bloß eingeschaltet in die leitende Nervenbahn, wie die einzelnen stromerzeugenden Elemente der elektrischen Batterie in den ununterbrochen leitenden Verlauf der Telegraphendrähte. Die Ganglienzellen produciren das, was geleitet werden soll, die Nervenzellen das, was leiten soll: eine Arbeitstheilung, welche die phylogenetisch ursprünglich gleichartigen Zellen, die Neuroganglienzellen mit gleichzeitig beiderlei Functionen in diese zwei histologisch und histogenetisch verschiedene Zellformen differenzirt hat. Die Ganglienzellen erzeugen aber nicht nur einen constanten Strom, den Tonus, sondern sie reagiren auch auf die Perception der durch äußere Einflüsse, die Reize, verursachten Änderungen des Tonus mit quantitativen, vielleicht auch qualitativen weiteren Änderungen desselben. Indessen ist die Möglichkeit nicht zurückzuweisen, dass auch die Nerven, selbst gereizt durch die nicht von ihnen verursachten Änderungen des Stromes, auf diesen auch einen gewissen secundären Einfluss haben können. Ein qualitativer Einfluss, gewissermaßen ein Adaptiren (bei künstlicher Reizung Vitalisiren) des Reizes für die erzielte Wirkung (z. B. auf den Muskel) kommt mir noch am wahrscheinlichsten vor.

Die Wege, auf welchen die wachsenden leitenden Primitivfibrillen in einer Richtung die Ganglienzellen, in der anderen die Sinneszellen erreichen (siehe die schematische Darstellung dieser Verhältnisse auf Taf. 32 Fig. 6), sind bereits vor der Entstehung der Primitivfibrillen selbst vorhanden: es sind die Intercellularbrücken, Protoplasmafortsätze, welche von der ersten Theilung der Eizelle an die Zellen eines Organismus, direct oder indirect, beständig mit einander verbinden. Ganz wie es der vor langer Zeit ausgedrückten Auffassung Hensen's entspricht, der sich in neuester Zeit u. A. Sedgwick angeschlossen hat, welche aber ich auf Grund meiner Untersuchungen über Histologie und Histogenese des Nervensystems besonders bei Würmern und Mollusken bereits vor 7 Jahren als unvermeidlich erklärt habe.

Wie kann man nun von einer sich allmählich lang ausziehenden primären Intercellularbrücke, die zwei Zellen mit einander bereits verbindet, sagen, wie viel davon der einen, wie viel der anderen Zelle angehört? Auf keinen Fall ist eine solche schon von vorn herein ein Nerv. Letzteres gilt aber auch von einem Fortsatz, welcher nachweislich von einer angehenden Ganglienzelle aus dem Centrum gegen die Peripherie hinauswachsen und so die Verbindung

herstellen würde, und dasselbe gilt von der centralwärts oder gegen die Peripherie strebenden, die Verbindungen herstellenden Verlängerung einer angehenden Nervenzelle. Alles das sind vorläufig bloß Intercellularbrücken aus undifferenzirtem Protoplasma, einerlei ob sie von Hause aus da waren, oder erst nachträglich als Fortsätze von gewissen Zellen entstanden sind. Obwohl also eine solche Brücke, wie jeder Protoplasmafortsatz überhaupt, von vorn herein eine gewisse leitende Fähigkeit besitzen kann, wird sie erst dann zu einem Nerv, zur specifischen leitenden Bahn, wenn in ihr die specifische leitende Substanz (Neurofibrillen) differenzirt ist. Ebenso, wie eine angehende Muskelzelle, obwohl ihre Fortsätze, wie jeder Protoplasmafortsatz überhaupt, von vorn herein eine gewisse Contractilität besitzen, erst dann zum Muskel wird, wenn sich in ihr ein specifisches Zellproduct, die contractile Substanz (Myofibrillen), angesammelt und in bestimmter Weise geordnet hat.

Die leitende Substanz besteht aber, abgesehen von einer Kitt- und Isolirungsmasse, aus Neurofibrillen, d. h. aus leitenden Primitivfibrillen, richtiger aus leitenden Elementarfibrillen (Längsreihen von Neurotagmen ad normam Inotagmen von Engelmann), von welchen sich meist eine kleinere oder größere Anzahl zu der letzten, in der leitenden Bahn noch besonders wahrnehmbaren morphologischen Einheit, zur leitenden Primitivfibrille, innig verkittet. Die kürzere Bezeichnung Neurofibrille schlage ich vor, wo vom Leitenden überhaupt die Rede ist. Die Neurofibrille als anatomische Einheit im Nerv etc. ist die leitende Primitivfibrille, die Neurofibrille als Elementarbestandtheil des Leitenden, eine Längsreihe der hypothetischen Neurotagmen, ist die leitende Elementarfibrille.

Die einzig richtige Fragestellung bei der Untersuchung der Histogenese der leitenden Bahnen ist demnach die folgende: welche Zellen der erwähnten Kette (s. das Schema auf Taf. 32 Fig. 6) produciren die leitenden Elementarfibrillen, die dann in die meist schon präformirten Bahnen, zu Primitivfibrillen gruppirt, hineinwachsen und sich in einer Richtung direct, in der anderen nach Durchschreitung des Centrums bis zur Peripherie ausbreiten?

So gestaltet sich das große Problem der Histologie und Histogenese des Nervensystems vorerst zu der mikrotechnischen Aufgabe, die leitenden Primitivfibrillen (überhaupt Neurofibrillen) von ihrem ersten Auftreten an im mikroskopischen Bilde zu differenziren (oder färberisch zu isoliren). Bloß wo man leitende Primitivfibrillen (oder

überhaupt Neurofibrillen) sicher erkennt, kann man sicher von histologisch Nervösem reden; wo man sie zu sehen nicht vermag (eine vage Streifung nachweisen zu können genügt noch nicht), kann man auf etwas Nervöses bloß schließen, und zwar kann man das nur nach Analogie von sonst in jeder Beziehung gleichen Fällen, wo die leitenden Primitivfibrillen ganz deutlich hervortraten, mit Recht thun. Dass Verfasser in der Darstellung der leitenden Primitivfibrillen um ein Bedeutendes weiter gekommen ist, als alle seine Vorgänger, wenigstens so viel glaubt er schon gegenwärtig beweisen zu können.

C. Weitere Resultate.

Die gebräuchlichsten embryologischen und histologischen Fixirungs- und besonders Färbungsmethoden können nichts von dieser mikrotechnischen Aufgabe lösen; aber auch meine Methoden haben, ich muss es offen heraussagen, bisher nur bei gewissen Objecten und von gewissen Entwicklungsstadien an ganz Befriedigendes geleistet. Dagegen, dass sich die leitenden Primitivfibrillen nur von gewissen Entwicklungsstadien an darstellen lassen, könnte man allerdings nichts einwenden, wenn man sicher wüsste, dass die Differenzirung der Gewebselemente in den vorhergehenden Stadien noch nicht bis zur Production von Neurofibrillen vorgeschritten war. Wir müssen darauf schließen, aber wissen können wir es noch nicht, und so bin ich weit davon entfernt, mich mit meinen bisherigen Resultaten zu begnügen.

Manche wollen ihre mikrotechnische Unfähigkeit in dieser Hinsicht dadurch verbergen, dass sie die Existenz von leitenden Primitivfibrillen, wie gesagt, überhaupt in Abrede stellen. Nun geht das ja Präparaten gegenüber, in welchen sich die Existenz der leitenden Primitivfibrillen bloß als eine mehr oder weniger deutliche Längsstreifung des Nerven oder bei Wirbelthieren des Achsencylinders kund giebt. Da kann man von langgestreckten Waben (Bütschli), von Filzwerk (Nervenspongioplasma: Leydig, Rohde) und dergleichen reden. Wenn man aber, wie es in gelungenen Präparaten, als welche einige der meinigen zu bezeichnen sein dürften, stets der Fall ist, jede Primitivfibrille, und wenn sie auch bloß ein Zehntel, ja ein Fünfundzwanzigstel Mikron dick ist, als Individuum erkannt und lange Strecken hindurch verfolgt, ja innerhalb einer Ganglienzelle, innerhalb einer Sinneszelle, innerhalb einer Muskelzelle in ihren mannigfaltigen Beziehungen zur Zelle weiter verfolgt werden kann, und das in nach mehreren, ganz verschiedenen Methoden hergestellten

Präparaten, so muss man wohl sagen: Bütschli hat Unrecht, Leydig hat Unrecht, Nansen, Rohde, B. Friedländer und alle Anderen haben Unrecht, nur Max Schultze und seine Anhänger haben Recht in Betreff der feineren histologischen Natur der Nervenfasern. »Max Schultze muss Recht behalten« sagte ich vor 7 Jahren [1] und wiederhole es heute mit noch mehr Gewissheit: Max Schultze behält Recht.

Auch er hat aber mit seiner Lehre von der Fibrillenstructur der Nerven das Richtige größtentheils bloß erschlossen, da seine Methoden die eigentlichen Primitivfibrillen nicht einmal in den peripherischen Nerven genügend [2], geschweige denn in dem Centrum und in den Zellen zu differenziren vermochten. Die leitenden Primitivfibrillen selbst wirklich darzustellen, ist zuerst Kupffer gelungen, und zwar in Wirbelthiernerven mit Markscheide. Bei Wirbellosen habe ich sie zuerst als deutlich gesonderte Structurelemente in ihrer wahren Beschaffenheit gezeigt, so deutlich, wie sie bei Wirbelthieren nie gesehen wurden und auch heute noch nicht darzustellen sind. In bereits 10 Jahre alten Präparaten von mir, auf welche ich mich in meinem erwähnten Aufsatz »Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformirt werden?« 1889 bezogen habe, treten sie mit einer früher gar nicht geahnten Schärfe hervor (s. z. B. auf Taf. 28 Fig. 10 u. 11, Taf. 32 Fig. 3).

Wie steht es nun mit dem Verhältnis der Zahl und Größe der Nervenzellen zur Ausdehnung einer leitenden Bahn, an deren Production sie sich betheiligen?

Eine leitende Primitivfibrille kann in ihrer ganzen Länge das Product einer Nervenzelle sein, und zwar von der Sinneszelle an durch die Nervenzelle selbst, hinein in die Ganglienzelle, dann heraus aus dieser in eine andere Ganglienzelle und noch weiter, heraus aus der letzten Ganglienzelle, mit welcher sie in Verbindung getreten ist, bis zu ihrem Ende in der Muskelzelle (in so fern als in dem betreffenden Fall von einem Ende der leitenden Bahn über-

---

[1] S. Apáthy, Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformirt werden? in: Biol. Centralbl. 9. Bd. 1889. pag. 608.

[2] In meinem Artikel »Contractile und leitende Primitivfibrillen« (Mitth. Z. Stat. Neapel Bd. 10. pag. 355—375) habe ich gezeigt, dass beinahe alle Forscher bloß die Längsstreifung der Nerven gesehen und daraus eine fibrilläre Structur erschlossen haben; die eigentlichen leitenden Primitivfibrillen erkannten sie nicht, sondern hielten die den mit interfibrillärer Substanz gefüllten Zwischenräumen entsprechenden Linien für die Primitivfibrillen.

haupt die Rede sein kann, und diese keine durch unmittelbaren Übergang von Elementarfibrillen auch peripherisch geschlossene Leitung ist, wofür gewisse Befunde des Verfassers zu sprechen scheinen). Bei kleineren niederen Thieren ist das wahrscheinlich für das ganze Nervensystem, bei höher organisirten und größeren, also z. B. noch bei Hirudineen, für das sympathische System der Fall. Sonst reihen sich dazu mehrere Nervenzellen in kleinerer oder größerer Anzahl hinter einander, und zwar entweder bloß im centripetalen Verlauf oder auch in der centrifugalen Fortsetzung der Primitivfibrille. So zeigt sich z. B. der motorische Abschnitt der Leitung von der Ganglienzelle zur Muskelzelle entweder als ein bloßes Heraus- und Weiterwachsen der Primitivfibrillen aus der Ganglienzelle, von Primitivfibrillen, die in sensorischer oder verbindender Richtung in die Ganglienzelle eingetreten sind; oder aber die motorische Bahn wird ebenfalls durch eine Kette von Nervenzellen fortgesetzt.

Andererseits producirt jede Nervenzelle eine größere Anzahl von Elementarfibrillen, die bald zu zahlreichen, bald zu wenigen Primitivfibrillen vereinigt werden, und indem sich die Nervenzelle (die Nervenspindel, wie ich sie nannte) verästelt, können sich die Primitivfibrillen auf diese Äste vertheilen (Taf. 23 Fig. 9, Taf. 24 Fig. 3 u. 4, Taf. 32 Fig. 6) und ihren Weg in anatomisch getrennten Nervenfasern fortsetzen. Die Primitivfibrillen ein und derselben Nervenzelle weichen aber, mit gewissen Ausnahmen, spätestens im Centrum (in der centralen Fasermasse bei Wirbellosen) aus einander (Taf. 25 Fig. 1 bis 4) und begeben sich, meist mit Primitivfibrillen aus anderen, verschiedenen Nervenzellen vergesellschaftet, zu verschiedenen Ganglienzellen. In derselben Weise zerfällt der Nerv in Primitivfibrillen, bevor er die Sinneszellen erreicht. Jede Sinneszelle erhält jedoch (wenigstens bei Würmern — s. Taf. 29 Fig. 5, 6 u. 11, Taf. 30 Fig. 1 u. 2, Taf. 31 Fig. 5 u. 9 — und Mollusken) bloß je eine Primitivfibrille. So tritt eine Nervenzelle durch je ein oder mehrere Primitivfibrillen meist mit mehreren Ganglienzellen und durch je eine Primitivfibrille mit mehreren Sinneszellen in continuirliche Verbindung, und umgekehrt eine Ganglienzelle mit mehreren Nervenzellen, aber eine Sinneszelle nur mit einer Nervenzelle (s. Schema auf Taf. 32 Fig. 6).

Ein Theil der ganglionwärts leitenden Primitivfibrillen erreicht die betreffende Ganglienzelle direct, und dann sind sie in meinen Präparaten oft leicht als Individuen in die Ganglienzelle hinein zu verfolgen. Ein anderer Theil geht in der centralen Fasermasse

erst in ein Gitterwerk von allerdünnsten Fibrillen über, indem sich die Primitivfibrille in dünnere Bündel von Elementarfibrillen, ja sogar vielleicht in einzelne Elementarfibrillen (z. B. Primitivfibrillen von 0,05 μ Dicke) spaltet, und diese mit anderen ähnlichen vielfach anastomosiren (nicht sich verflechten, sondern verschmelzen) und so ein diffuses Gitter (Elementargitter) und nicht bloß ein Geflecht von sich nur kreuzenden Fäden bilden.

Dieses in mehreren meiner Methylenblaupräparaten äußerst scharf differenzirte Gitter könnte das seiner Zeit von Gerlach eher bloß hypothetisch postulirte, nun aber thatsächlich nachweisbare Reticulum sein, welches von den meisten Forschern der neueren Zeit ad acta gelegt wurde, und welches auch andere Forscher, die daran festhalten zu müssen glaubten, in der That meist nicht gesehen haben. Sie vermochten nämlich das specifische leitende Gitter nicht in der Weise vom Gliageflecht zu differenziren, färberisch zu isoliren, dass sie sicher sein konnten, nicht Theile des Glianetzes für das leitende Verbindungsgitter zu halten.

Aus dem diffusen Gitterwerk austretende feinste Primitivfibrillen vereinigen sich zu mehreren zu etwas stärkeren Primitivfibrillen, und erst diese sind, entweder einzeln oder in kleineren Bündeln, direct in den Körper der Ganglienzelle hinein zu verfolgen (s. Schema auf Taf. 32 Fig. 6).

Die Sinneszellen werden, zwar nicht durch Vermittlung eines Elementargitters, aber doch ebenfalls entweder direct oder nach Durchschreitung von interpolirten Ganglienzellen erreicht, von welchen gelegentlich sogar mehrere (Hirudineen: auf Taf. 29 Fig. 6, 9 u. 10) hinter einander auf eine und dieselbe Primitivfibrille (oder Bündelchen von solchen) aufgereiht sind. Letztere verhält sich in ihnen ebenso, wie in den centralen Ganglienzellen: meist bildet sie um den Kern herum ein Gitter, bei Hirudineen (Taf. 29 Fig. 6, 7, 9, 10 u. 13) und Mollusken (*Anodonta*, *Unio*) ähnlich, wie in den epithelartigen Sinneszellen dieser Thiere.

Besonders bei Hirudineen kann man nämlich sehr deutlich zweierlei Sinneszellen unterscheiden. Die eine Art hat ihren epithelialen Charakter verloren, hat sich vom Epithel (von der Epidermis) mehr oder weniger entfernt und ist meist kugelig; die andere Art ist Epithelzelle geblieben, reicht bis an die Cuticula und ist meist sehr lang cylindrisch. Jene sind die Retinazellen (Taf. 30 Fig. 1—3, Taf. 31 Fig. 5—8) oder subepidermalen Sinneszellen, welche auch außerhalb des Auges, zerstreut im subepidermalen Bindegewebe vorkommen (Taf. 31 Fig. 9); diese sind

die Tastzellen mit frei an der Körperoberfläche hervorragenden Tastfortsätzen und kommen entweder zu mehreren (Taf. 29 Fig. 5) bis vielen in den Tastkegelchen (becherförmigen Organen Leydig, eingesunkenen Tastkegelchen) vereinigt oder einzeln zerstreut in der Epidermis vor.

In den Retinazellen und subepidermalen Sinneszellen von *Hirudo* und *Aulastoma* bildet die eingetretene Primitivfibrille in der äußeren Zone (nicht an der Oberfläche) der Zelle durch wiederholte (dichotomische) Spaltungen und Anastomosen eine sehr zierliche, bei *Hirudo* besonders engmaschige und regelmäßige Gitterkugel, welche in meinen Goldchloridpräparaten außerordentlich scharf hervortritt[1].

Aber ebenso schön mit einer, man könnte beinahe sagen, unglaublichen Schärfe sieht man, wie die Primitivfibrille in die cylindrische bis beinahe fadenförmig langgezogene epidermale Sinneszelle (Tastzelle) eintritt, wie sie sich, bevor sie die Höhe des Kerns erreicht hat, spaltet und mit ihren anastomosirenden Ästen den Kern eng umgiebt; man sieht, wie sich die Äste hinter dem Kern wieder vereinigen, und dann die wieder einheitliche Primitivfibrille die noch lange Strecke bis zur Cuticula in der Achse der Cylinderzelle zurücklegt (Taf. 29 Fig. 5, 6 u. 11). Dabei erscheint sie, wenn sie sich schon der Cuticula nähert, immer dünner und entzieht sich meist dicht unter der Cuticula der Beobachtung.

Vielleicht immer tritt indessen, wenn sie sich der Cuticula schon nähert, ein Theil ihrer Elementarfibrillen aus der Zelle wieder heraus und bildet Primitivfibrillen, welche bei weiterer Verästelung zwischen den Epithelzellen und in der Subcuticula einen intercellulären Verlauf (s. Taf. 29 Fig. 6 bis 8) nehmen. Gar nicht selten sieht man übrigens auch, dass eine noch unverjüngte Primitivfibrille aus der Tastzelle heraustritt, benachbarte Zellen schräg durchkreuzt und sich frei unter der Cuticula in dünnere Fädchen spaltet, die sich, wie es scheint, in tangentialer Richtung umbiegen und dort in Folge einer für die Beobachtung ungünstigeren Lage, die sie einnehmen, verschwinden. Ein ganz ähnliches Schicksal erleiden die frei zwischen die Epidermiszellen (oft nachdem sie eine im subepidermalen Bindegewebe, gelegentlich ziemlich tief liegende kleine Ganglienzelle passirt haben) eindringenden Primitivfibrillen (Taf. 29 Fig. 7, 8 u. 13), welche eben-

[1] Bei *Pseudobranchellion* und, wie es scheint, auch bei den übrigen Rüsselegeln bildet die in die Retinazelle eingetretene Primitivfibrille ein etwas anders geformtes Gitterwerk (s. weiter unten und vgl. Taf. 30 Fig. 1 u. 2 und Taf. 31 Fig. 9 nach einem Hämateïnpräparat mit Taf. 30 Fig. 3 und Taf. 31 Fig. 5 u. 8 nach einem Goldchloridpräparat).

falls oft schräg über einige Epidermiszellen hinwegziehen, so dass eine Täuschung über ihre extracelluläre Lage gar nicht möglich wäre.

Besonders zu bemerken ist hier noch, dass die Fibrillengitter benachbarter Sinneszellen durch hier und da deutlich nachweisbare Ausläufer mit einander verbunden sind (Taf. 30 Fig. 4, Taf. 31 Fig. 5, 7). Am allerdeutlichsten kann diese Art von leitenden Anastomosen im Auge von *Pseudobranchellion Margói* — dem von mir zuerst beschriebenen Seeschildkrötenegel — gezeigt werden. Ebenfalls hier sah ich einigemal, wie einzelne Balken des intracellulären Fibrillengitters aus der Zelle aus- und in das umgebende Gewebe — z. B. in die Pigmenthülle des Auges — eintraten.

Weiter unten soll mit diesen Verhältnissen auch das Verhalten der Primitivfibrillen in gewissen Drüsenzellen, in der Wand von Capillargefäßen, in Flimmerzellen (im Darm der Teichmuschel) und in Muskelzellen eingehender geschildert werden. Dabei wird es sich herausstellen, dass sie in diesen zu dem Kern in keiner besonders engen topographischen Beziehung stehen und in Flimmerzellen (Taf. 26 Fig. 7, Taf. 32 Fig. 5) und Muskelzellen (Taf. 32 Fig. 3) auch kein Gitterwerk bilden.

Nun drängt sich aber die Frage auf, ob sensorische und motorische Bahnen auch im Nerv morphologisch zu unterscheiden sind. Ich glaube zeigen zu können, dass, obwohl die Elementarfibrillen in allen Bahnen dieselben sind, ihre Gruppirung zu Primitivfibrillen und die Vertheilung und Isolirung der letzteren im Nerv doch gewisse Unterschiede bedingen, die besonders bei Würmern (*Hirudo* Taf. 23 Fig. 7 bis 10, Taf. 24 Fig. 3 bis 6, *Lumbricus* Taf. 24 Fig. 9 u. 10), namentlich in den größeren Stämmen auffällig sind, die man aber wenigstens innerhalb des Centralnervensystems und gelegentlich noch eine Strecke weit nach dem Austritt (resp. vor dem Eintritt) in den Spinalwurzeln auch bei Wirbelthieren (besonders schön bei *Lophius*: Taf. 27 Fig. 5 u. 6) nachweisen kann.

Der motorische Achsencylinderfortsatz erscheint im Nerv bei *Hirudo* und *Lumbricus* als eine sehr starke Primitivfibrille mit einer besonderen, nur wenig Myelin enthaltenden perifibrillären Hülle und einer scharf differenzirten Gliascheide für jede Primitivfibrille (*mpf* und *mnf* auf Taf. 23 Fig. 7 u. 10, Taf. 24 Fig. 5 u. 10, Taf. 25 Fig. 5 und Taf. 28 Fig. 9). Die sensorischen Primitivfibrillen sind bedeutend dünner und sind zum Theil im Lumen von großen starkwandigen Schläuchen ohne besondere isolirende Hülle für jede Fibrille, in einer myelinlosen, wahrscheinlich nicht flüssigen, aber weichen, plastischen

Interfibrillärsubstanz vereinigt (Myelin bloß in der Wand des Schlauches: die großen sensorischen Schläuche in jeder Nervenwurzel von *Hirudo* Taf. 23 Fig. 7, Taf. 24 Fig. 5 u. 6, Taf. 25 Fig. 1 u. 6, Taf. 27 Fig. 1, die Neurochorde von *Lumbricus*, die »colossalen Achsencylinder« der dorsalen Wurzeln von *Lophius*, Taf. 27 Fig. 6 etc.). Der andere Theil der sensorischen Primitivfibrillen, und zwar in der Regel die dünnsten in Nerven vorkommenden, ist zu viel dünneren Bündeln, welche bei *Hirudo* (Taf. 23 Fig. 7 bis 9, Taf. 24 Fig. 3 bis 5) eine ebenfalls sehr deutliche Gliahülle — an Stelle der anders beschaffenen SCHWANN'schen Scheide — zusammenhält, vereinigt und zwar durch eine bei Wirbellosen reichlich myelinhaltige Interfibrillärsubstanz (REMAK'sche Fasern und Fasern von geringem Durchmesser, mit dünner Markscheide in den dorsalen Wurzeln von Wirbelthieren).

Ebenso wie die motorischen, sind beide Arten von sensorischen Bahnen bei Hirudineen am deutlichsten auch in der centralen Fasermasse zu verfolgen und ihr verschiedenes Verhalten zu constatiren: die Primitivfibrillen der großen Schläuche gehen aus den hirschgeweihartigen Verästelungen an den »centralen Endkolben« der Autoren meistentheils in das diffuse Elementargitter über (Taf. 25 Fig. 1, 2 und 6, Taf. 26 Fig. 2, Taf. 27 Fig. 1 u. 2, Taf. 32 Fig. 6) und bleiben in demselben Ganglion, wo sie eingetreten sind. Die Primitivfibrillen der kleineren sensorischen Bündel (Taf. 25 Fig. 3 u. 4, Taf. 26 Fig. 3 u. 4, Taf. 31 Fig. 1 bis 3) gehen meistentheils direct zu den Ganglienzellen, aber seltener in demselben Ganglion, sondern sie biegen in caudaler oder rostraler Richtung um und gelangen durch die Connective (Längscommissuren der Bauchganglienkette) zu den Zellen der benachbarten Ganglien oder passiren auch diese Ganglien, um in entfernteren die Ganglienzellen zu erreichen.

Alle Arten von Primitivfibrillen verlaufen bei allen untersuchten Thieren in Spirallinien (Taf. 23 Fig. 3, Taf. 24 Fig. 3, 4, 6, 9 u. 10), in der Projection auf das Sehfeld wellig, nur in maximal gestreckten Nerven gerade, aber hier gelegentlich wie mit dem Lineal gezogen (Taf. 23 Fig. 1, Taf. 24 Fig. 7). In normal, durch natürliche Änderungen der Körperdimensionen gedehnten Nerven verlaufen sie in steilen Spiralen (Taf. 24 Fig. 8); in verkürzten Nerven sind sie dagegen stark gewunden (Taf. 23 Fig. 3, Taf. 24 Fig. 3 u. 4). Dabei bleiben die Contouren der Perifibrillärsubstanz und der Gliascheide stets glatt und folgen nur den Contouren der ganzen Nerven, nie aber den Windungen der Primitivfibrillen, die sie einschließen (s. auch Taf. 24 Fig. 6, 9 u. 10, Taf. 28 Fig. 10 u. 11).

Aus dem Gesagten geht endlich auch hervor, wesshalb der directe Fibrillenübergang von der sensorischen Richtung in die motorische und auch von einer Ganglienzelle (oder Sinneszelle) in die andere bei den älteren Methoden und von den neuen bei der beliebtesten, der Golgi'schen Schwarzfärbung, unmöglich zu constatiren war. Man war mit jenen Methoden nicht im Stande, die Primitivfibrillen selbst deutlich zu differenziren, noch weniger zu verfolgen, und der Übergang geschieht meist auf dem Wege von einzeln verlaufenden, noch dazu sehr dünnen Primitivfibrillen, die beim Golgi'schen Verfahren meist auch durchreißen müssen. Verhältnismäßig selten besteht im Centrum die Verbindung im Übergang von auffälligeren Bündeln leitender Primitivfibrillen von einer Bahn in die andere oder von einer Ganglienzelle zur anderen. Dagegen kann ich bei Wirbellosen, besonders an der Peripherie, auch ganz mächtige Anastomosen zwischen Ganglienzellen zeigen (Darmwand von *Pontobdella*, s. Taf. 28 Fig. 10, Ganglienzellen im Verlauf der Nerven der Sinnesorgane von *Clepsine*, *Pseudobranchellion* etc.).

Und nun schreite ich zur eingehenden Schilderung meiner Beobachtungen, das heißt ich beschreibe in erster Linie einige mikroskopische Bilder, welche ich als Beweise von mehreren wichtigen Thesen, dem eigentlichen Gegenstande dieses Aufsatzes, mit einander in Zusammenhang zu bringen versuche. Meine mikroskopischen Präparate stelle ich gern Jedem zur Verfügung, der sie aus eigener Anschauung kennen zu lernen wünscht.

2. Eigene Beobachtungen (hauptsächlich an Hirudineen und Lumbriciden).

A. Die leitenden Primitivfibrillen in den Nerven und in der centralen Fasermasse. Neurofibrillen und Gliafibrillen.

Die erste, noch von Vielen bestrittene These, welche ich aber in diesem Aufsatze endgültig zu beweisen glaube, könnte in der folgenden Weise formulirt werden:

Der wesentlichste specifische Bestandtheil der Nerven und das Nervöse überhaupt sind die Neurofibrillen. Diese verlaufen als sowohl optisch, wie auch mechanisch isolirbare anatomische Einheiten, leitende Primitivfibrillen, in der betreffenden leitenden Bahn überall ununterbrochen bis zum peripherischen Ende der Bahn, in so fern diese nicht auch peripherisch geschlossen ist.

a. Nachweis der leitenden Primitivfibrillen in den Nerven von Wirbellosen und Wirbelthieren.

Leichter als auf Schnitten ist die vorausgeschickte Thatsache zu constatiren in nervenreichen dünnen Membranen, von welchen man große Stücke flach ausbreiten kann. Ganz besonders günstig ist in dieser Beziehung die Wand des Mitteldarmes mit dem großen unpaaren Darmblindsack von *Pontobdella* (Rochenegel). Sie kann, falls man ein größeres Thier mit vollgesogenem Darm dazu nimmt, dieses der Länge nach öffnet und den Darminhalt (das Blut) abspült, in einem großen Stück von mehreren Quadratcentimetern vom Hautmuskelschlauch abgezogen und ausgebreitet werden. So bildet sie nach dem Abpräpariren der Darmepithelschicht, was bei gewisser Behandlung gar nicht schwer ist, eine sehr durchsichtige Membran, deren Dicke (bei gestreckt etwa 18 cm langen Thieren) zwischen 10 und 20 μ variirt. Sie besteht: a) aus je einer Zellschicht von sehr langen, bandartig abgeplatteten Längsmuskelfasern (innen) und Quermuskelfasern (außen); b) nach innen (gegen das Darmepithel zu) aus einer etwas dickeren und nach außen einer dünneren Bindegewebsschicht. Die Muskelfasern sind in einer zähen, hyalinen Grundsubstanz eingebettet und verlaufen in ziemlich großen Abständen von einander. Die Bindegewebsschichten enthalten unregelmäßig zerstreute spindel- und sternförmige Zellen mit sehr langen Ausläufern und eigenthümliche, sehr dünne bindegewebige Bandzellen, wie ich sie nennen möchte. So beschaffen, gestattet diese Membran die ununterbrochene Verfolgung jeder einzelnen leitenden Primitivfibrille, sogar wenn sie von der dünnsten Sorte ist, auf Strecken von mehreren Millimetern, gelegentlich über das ganze Somit, ja in angrenzende Somite hinein (Strecken von mindestens 10 mm Länge). Und zwar kann man die Primitivfibrillen gleich gut verfolgen: a) im Nerv (inmmitten der übrigen Primitivfibrillen eines Stammes oder auch dort, wo sie schon als Endäste einzeln verlaufen); b) auf ihrem Wege durch die Ganglienzellen (Taf. 28 Fig. 10 u. 11) und Nervenzellen, die in diese Membran eingestreut sind; c) innerhalb der Muskelfasern (Taf. 32 Fig. 3), wo sie endigen oder welche sie durchsetzen. Dazu müssen aber die leitenden Primitivfibrillen, wenn auch nicht (optisch, auf färberischem Wege) isolirt, so doch sehr auffällig differenzirt im mikroskopischen Bilde erscheinen. Das ist der Fall bei meinem bereits zehn Jahr alten Goldchloridpräparat — Vergoldung des frischen Objectes,

Vorvergoldung — in Glycerin, nach welchem Fig. 10 und 11 Taf. 28 und Fig. 3 Taf. 32 gezeichnet sind.

In die geschilderte Membran ist nämlich ein hochentwickeltes, glücklicherweise aber nicht sehr dichtes Nervennetz eingewoben. Es entsteht in jedem Somit links und rechts zum größten Theil durch die Ausbreitung je eines Astes von einem Hauptaste des großen, aus dem Bauchganglion heraustretenden Nervenstammes. Dieses Netz ist keine Verflechtung von Nervenfasern, welche sich an den Knotenpunkten kreuzen würden, sondern ein Gitterwerk, wo die Fasern an den (beinahe immer dreischenkeligen) Knotenpunkten stets anastomosiren; nur die dünnsten, bloß aus einigen leitenden Primitivfibrillen bestehenden Zweige können die dicksten oder zweitdicksten Sprossen des Gitters kreuzen. Letzteres geschieht meist rechtwinkelig und in der Richtung der Quermuskelfasern. Die stärksten Nervenfasern, mit deren dichotomischer Verzweigung das Netz überhaupt beginnt, und besonders die zweitstärksten Netzfasern verlaufen vorwiegend nach der Richtung der Längsmuskelfasern. Wenn man nun in der Verfolgung der leitenden Primitivfibrillen von einer Faser dieser zweiten Ordnung (z. B. in der Partie des Präparates, welche durch Taf. 28 Fig. 11 zum Theil wiedergegeben ist) ausgeht, so kommt man stellenweise, nach verschieden langen Strecken, an einen Seitenast, welcher bald nach links, bald nach rechts, beinahe immer unter nahezu rechtem Winkel abgeht[1]. Ist der Seitenast dicker, so begiebt er sich immer zur nächsten, mit der Faser, aus welcher er stammt, parallelen Faser und tritt mit der Gesammtheit seiner Primitivfibrillen in diese hinein. Ist er dünner oder besteht er sogar bloß aus einer Primitivfibrille, so kann er zwar auch oft zur Vermittlung ähnlicher Anastomosen dienen, aber ebenso gut bereits an die Muskelfasern herantreten und Primitivfibrillen an diese abgeben

[1] Mit dem Präparat ist bei der Demonstration in Leiden ein kleines Unglück passirt, indem Jemand mit dem Objectiv etwas an das Deckglas gedrückt hat, wodurch die mit der Zeit sehr weich gewordene und nicht mehr elastische Membran, in welcher der Verlauf der Primitivfibrillen hat gezeigt werden sollen, gequetscht wurde, Nerven und Muskelfasern zum Theil eine etwas unnatürliche Lage annahmen und manche Nerven durchrissen. Obwohl also dadurch viele im Leben vorhandene Verbindungen unterbrochen wurden, so können die gebliebenen an Beweiskraft nicht verloren haben, da ja künstliche nicht entstehen konnten. Leider habe ich die genauen Zeichnungen vom Präparat erst nach diesem Unfall verfertigt, und desshalb differirt zum Beispiel der Winkel, unter dem die kleinen Seitenäste in Fig. 10 und 11 Taf. 28 abgehen, mehr als normal vom rechten.

(Taf. 32 Fig. 3). (Auch in Fig. 10 und 11 auf Taf. 28 ist *pf I* eine solche Primitivfibrille. In Fig. 10 ist die Muskelfaser bei *m* angedeutet, in Fig. 11 ist die Fibrille nicht bis zur etwas entfernt liegenden Muskelfaser verfolgt.)

In einen und denselben Seitenast können sowohl von diesseits (etwa aus caudaler Richtung kommend), als auch von jenseits der Austrittsstelle (etwa aus rostraler Richtung kommend) Primitivfibrillen einbiegen (wie dies sowohl in Fig. 10 als auch in Fig. 11 bei * der Fall ist).

Die Primitivfibrillen haben überall einen mehr oder weniger welligen Verlauf, ausgenommen wenn man den Nerv in einem gedehnten Zustand (einerlei ob die Dehnung auf physiologischem Wege oder künstlich hervorgerufen wurde) fixirt hatte, in welchem Falle sie schnurgerade, wie mit dem Lineal gezogen, erscheinen können. Beide Arten des Verlaufes sind normale Anpassungen der nicht dehnbaren und nicht elastischen leitenden Primitivfibrillen an die Formveränderungen des Körpers; ich kann sie in den Nerven sehr verschiedener Thiere (Hirudineen, *Lumbricus*, *Helix*, *Astacus*, *Lophius*, *Triton*, *Rana* u. A.) zeigen, und zwar sind die möglichen Unterschiede um so größer, je mehr die Körperform durch Contractionen verändert werden kann.

Der wellige Verlauf der Primitivfibrillen ist in Fig. 10 u. 11 Taf. 28 keineswegs übertrieben, sondern in Fig. 10 meist ganz genau mit dem Zeichenapparat verfolgt; in Fig. 11 erlaubte ich mir im Interesse der Deutlichkeit anderer Verhältnisse einige geringe Änderungen des Verlaufes. Dass dieser Verlauf auch dem natürlichen Zustand entspricht und nicht durch Zusammenschnurren der Fibrillen entstanden sein kann, soll noch weiter unten gezeigt werden.

Die leitenden Primitivfibrillen selbst sind in dem vergoldeten Darmpräparat von *Pontobdella* sehr dunkel schwarzpurpurn (atropurpureus SACCARDO) und sind im Nerv in eine sehr helle lilafarbige (lilacinus SACCARDO) Interfibrillärsubstanz eingebettet oder, wo sie im Gewebe isolirt verlaufen, von einem solchen perifibrillären Mantel umgeben (*pf II* in Fig. 10 und 11 Taf. 28). An den Rissenden der Nerven stehen sie im Präparat starr, wie die Drahtfäden einer abgerissenen electrischen Leitungsschnur aus den sie einhüllenden Substanzen, hervor. Sie selbst sind in der Regel vollkommen glatt und von homogenem Aussehen.

Varicositäten können auf zwei Wegen entstehen. Entweder bildet sie bloß die Inter-, beziehungsweise Perifibrillärsubstanz,

indem sie bei gewissen Methoden, so u. A. auch bei der Methylenblaumethode (Taf. 26 Fig. 2 u. 3, Taf. 27 Fig. 1, Taf. 25 Fig. 1, 6 u. 7) meist unregelmäßige Quellungen und Schrumpfungen erfährt, oder sie entstehen durch locales Voneinanderweichen der in der Primitivfibrille vereinigten Elementarfibrillen.

Auch bei einer vollkommen gelungenen Methylenblautinction nach mir (s. meine »Erfahrungen in der Behandlung des Nervensystems für histologische Zwecke: I. Methylenblau« in: Zeit. Wiss. Mikr. 9. Bd. 1892. pag. 15—37) kann man die leitenden Primitivfibrillen ganz ohne Varicositäten erhalten, da die Inter- oder Perifibrillärsubstanz vollkommen farblos wird, und bloß die leitenden Primitivfibrillen tingirt erscheinen, und zwar in einer homogenen, dunkel stahlblauen Farbe (etwa atro-cyaneus Saccardo). So stellt sie Fig. 8 auf Taf. 24 im mäßig contrahirten Connectiv von *Hirudo*, in einem optischen Längsschnitt, welcher auch den Faivre'schen Mediannerven *nF* traf, dar. Die Zeichnung wurde gleich nach dem Verfertigen des Präparates (bereits vor mehr als vier Jahren) bei 1000-facher Vergrößerung mit dem Abbe'schen Zeichenapparat gemacht, und der Verlauf der einzelnen Primitivfibrillen aufs genaueste verfolgt. Leider ist das Präparat, welches als Beleg für die Genauigkeit der Zeichnung dienen könnte, seither verblichen; je vollkommener man nämlich die leitenden Primitivfibrillen in einem Methylenblaupräparat färberisch isolirt, um so rascher verbleicht dieses (schon nach einigen Monaten), vielleicht in Folge der übermäßigen Einwirkung des Ammoniaks. Es kann sich aber nach meiner Methode ein Jeder solche herstellen, und ich besitze momentan (im Juli 1896) wieder einige ebenso schöne.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass wir hier, ebenso wie in Fig. 10 Taf. 28 (und anderen), Primitivfibrillen, und nicht bloß dünne Nerven, welche zu einem größeren Nervenstamm vereinigt wären, vor uns haben; viele sind ja kaum ein Zehntel, manche, besonders in Fig. 8 Taf. 24, nicht mehr als ein Zwanzigstel Mikron dick, wie aus den Zeichnungen ersichtlich, in welchen die Dicke der Primitivfibrillen genau so, wie sie im mikroskopischen Bild — in Fig. 8 Taf. 24 bei 1000-, in Fig. 10 Taf. 28 bei 500facher Vergrößerung — erschien, wiedergegeben ist[1]. Allerdings zeigen bei jener Methylenblautinction manche dickere Primitivfibrillen (so *mpf I* in Fig. 8

[1] In der Lithographie sind die dünnsten Primitivfibrillen von Fig. 8 Taf. 24 bedeutend dicker herausgekommen, als sie in der Zeichnung angegeben waren.

Taf. 24) eine Andeutung davon, dass sie selbst aus einer Anzahl von noch dünneren Elementen zusammengesetzt sind, was übrigens nur meine Auffassung bestätigt, dass jede Primitivfibrille mit Ausnahme der allerdünnsten aus mehreren eng verkitteten Elementarfibrillen besteht.

So fest sind indessen die Elementarfibrillen mit einander nicht verbunden, dass sie im Verlaufe einer Primitivfibrille, wahrscheinlich auch physiologisch, nicht stellenweise aus einander weichen könnten. In dieser Weise entsteht eben, wie gesagt, die zweite Art von Varicositäten. Wenn sich ein Nerv (wie z. B. die Connective von *Hirudo* oder *Aulastoma*, falls sich das Thier zusammenzieht, oder gelegentlich und zum Theil die queren Nervenstämme, falls sich das Thier sehr streckt) stark contrahirt, so verlaufen die Primitivfibrillen darin nicht nur sehr stark gewunden, sondern sie spalten sich auch stellenweise in zwei oder mehr Schenkel, die sich gleich wieder zur einheitlichen Primitivfibrille vereinigen. Solche Stellen sind z. B. in Fig. 3 Taf. 23 im Connectiv eines *Aulastoma* abgebildet. Das Thier hat sich, besonders seinen Vorderkörper, im Sublimat, womit es in toto fixirt wurde, ziemlich stark contrahirt; dabei contrahirte sich u. A. auch das Connectiv zwischen dem VIII. und IX. Bauchganglion (s. die topographischen Skizzen in Fig. 5 u. 6 Taf. 23). Seine eigene, durch die Muskelfasern und das elastische Bindegewebe seiner Hülle sowohl als auch durch die Elasticität seines Gliagewebes (s. Taf. 23 Fig. 3 u. 4, *com* Muskelfaser, *bg* Bindegewebe der Hülle, *glg* Gliagewebe) und der Inter- und Perifibrillärsubstanz bedingte Verkürzung entsprach diesmal der Contraction des Somites nicht, sondern es hat auch passiv, in Folge der Contraction der Körpermuskulatur, einen etwas ungeraden Verlauf angenommen.

Das Präparat, nach welchem Fig. 3 (und auch 4) gemacht wurde, ist ein Theil einer frontalen Schnittreihe des Vorderkörpers, welcher erst nach dem Fixiren in Sublimat und Härten in Alkohol mit sehr scharfem Rasirmesser vom ganzen Thier abgeschnitten und, mechanisch weiter nicht beschädigt, in Paraffin eingebettet wurde. Dadurch ist also die Möglichkeit eines unnatürlichen Zusammenschnurrens der Primitivfibrillen wohl ausgeschlossen. Die beiden in Fig. 3 allein eingezeichneten Primitivfibrillen *pf I* und *pf II* sind außerordentlich scharf differenzirt, beinahe ganz schwarz tingirt, so dass sie in ihrer ziemlich blassen, größtentheils hell weinfarbigen (vinosus Saccardo) Umgebung verhältnismäßig leicht bei einer 1500fachen Vergrößerung mit dem Abbe'schen Zeichenapparat aufs genaueste verfolgt werden konnten.

Dieselbe Erscheinung ist in Fig. 3 und 4 auf Taf. 24 an einer motorischen Primitivfibrille (*pf I*) im vorderen rechten queren Nervenstamm eines *Hirudo*-Somits (Mittelkörper) abgebildet. (Die Topographie der betreffenden Stelle *vnsr*, *mns** ist aus Fig. 2 Taf. 24 ersichtlich.) Solche Stellen liefern auch dafür einen Beweis mehr, dass die Primitivfibrillen präformirt existiren und nicht etwa erst post mortem oder sogar in Folge der Behandlung auftreten. Nie findet man dieses Voneinanderweichen der Elementarfibrillen an Primitivfibrillen, welche weniger gewunden (z. B. die in Fig. 9 u. 10 Taf. 24 von *Lumbricus*, in Fig. 3 u. 4 Taf. 29 und 1 u. 2 Taf. 30 von *Pseudobranchellion*, in Fig. 3 Taf. 30 und Fig. 5 Taf. 31 von *Hirudo*) oder gestreckt verlaufen (Fig. 1 Taf. 23 und Fig. 7 Taf. 24 bei *Hirudo*). Sobald nun die Primitivfibrillen nicht so scharf wie hier differenzirt sind, sondern auch die Interfibrillärsubstanz mehr oder weniger mitgefärbt ist, wie bei der gewöhnlichen Methylenblautinction, müssen ähnliche Stellen ebenfalls in Form von Varicositäten erscheinen.

Die leitenden Primitivfibrillen bleiben in ihrem ganzen Verlauf gleich dick, falls oder bis sie keine Primitivfibrillen niedrigerer Ordnung als Äste abgeben. Letztere entspringen an der Peripherie und außerhalb der Zellen, die die Primitivfibrille gelegentlich unter Auffassung und Wiedervereinigung, wie noch gezeigt werden soll, durchsetzt, beinahe immer rechtwinkelig[1] (Taf. 28 Fig. 11 *zpf*). Nach wiederholter Verästelung kann endlich (meist schon in der innervirten oder bloß durchsetzten Zelle) die Primitivfibrille niedrigster Ordnung, die Elementarfibrille, übrig bleiben. Indessen ist auch die Stärke der unverästelten Primitivfibrillen unter einander bei demselben Thier, auch wenn sie gleiche physiologische Rollen spielen, wie es z. B. in Taf. 28 Fig. 10 oder in Taf. 24 Fig. 8 (an den Fibrillen, welche im Faivre'schen Nerven *nF* eingezeichnet sind und alle den Eindruck von motorischen machen, s. w. u.) deutlich zu sehen ist, sehr verschieden; aber es kann doch ein gewisser Zusammenhang zwischen der Stärke der Primitivfibrille und ihrer physiologischen Rolle nachgewiesen werden.

Ich besitze und demonstrirte schon oft auch eine Reihe von anderen Präparaten, welche beweisen, dass die Primitivfibrillen auch bei verschiedenen anderen wirbellosen Thieren und nach verschiedenen anderen Methoden ebenso deutlich und mit denselben Eigen-

[1] T-förmig und Y-förmig scheinen die einzig vorkommenden Arten der Verästelung der leitenden Bahnen überhaupt bei Wirbellosen zu sein.

schaften, wie in der in bestimmter Weise frisch vergoldeten Darmwand von *Pontobdella* und in dem mit Methylenblau tingirten Connectiv von *Hirudo*, darzustellen sind. Außerdem giebt es auch gewisse Macerationsmethoden, welche gestatten, Primitivfibrillen sogar mechanisch zu isoliren, und zwar aus gedehnten Nerven in Form von glasartig homogenen runden Stäbchen. Diese Thatsache habe ich bereits bei einer anderen Gelegenheit genügend aus einander gesetzt (im pag. 510 citirten Artikel »Contractile und leitende Primitivfibrillen« pag. 369 Fig. 8 *B*, *C*, *D*).

Die allerschönsten Präparate liefert die Vergoldung der bereits auf dem Objectträger (am besten durch Capillarattraction) befestigten Schnitte des mit Sublimat in der weiter unten anzugebenden Weise fixirten Objectes (Nachvergoldung). Als letzteres erwies sich neben anderen Hirudineen *Hirudo* und *Aulastoma* und von Oligochäten *Lumbricus* bisher als am günstigsten beschaffen. Für gewisse Verhältnisse gab auch *Anodonta* ausgezeichnete Resultate. Diese Methode ist desshalb unvergleichlich besser als alle bisherigen, weil sie die Beziehungen der sehr scharf differenzirten leitenden Primitivfibrillen auch innerhalb der Zellen, mit welchen sie sich verbinden, aufs deutlichste in Schnitten verfolgen lässt. In dieser Hinsicht stütze ich mich daher in erster Linie auf solche Präparate und ziehe Methylenblaupräparate bloß zur Controlle herbei.

Indessen kann ich schon bei mehreren Objecten (z. B. *Pseudobranchellion*, *Branchellion*, *Clepsine*, *Lumbricus*, *Helix*) auch nach Tinction mit meiner Hämateïnlösung I.A einen großen Theil der nach meiner Goldchlorid-Ameisensäuremethode darstellbaren Verhältnisse demonstriren, so besonders die stärkeren (motorischen und gewisse sensorische) leitenden Primitivfibrillen und ihren Verlauf in den Ganglien (Taf. 29 Fig. 3 und 4), den Connectiven, den peripherischen Nerven (Taf. 30 Fig. 1 u. 2 *sb*), ja sogar in den subepidermalen Sinneszellen (Taf. 31 Fig. 9) und im Auge (Taf. 30 Fig. 1 u. 2).

Das Bild der Nervenstämme und der Connective von Hirudineen erinnert in diesen Hämateïnpräparaten (Schnittreihen aus dem in toto gefärbten Object, s. weiter unten) oft auffallend an die Methylenblaubilder, falls in diesen die färberische Isolirung der leitenden Primitivfibrillen vollkommen gelungen ist, wie in dem in Fig. 8 Taf. 24 abgebildeten Präparat. Die leitenden Primitivfibrillen erscheinen ebenfalls stahlblau auf einem beinahe farblosen Grunde, welcher indessen natürlich nicht, wie bei der Methylenblau-Ammoniumpikrat-Tinction, gelblich ist, sondern mehr oder weniger grau-

blau angehaucht sein kann. Meist sind aber die Primitivfibrillen, besonders die stärkeren, viel dunkler gefärbt als in diesen Methylenblaupräparaten, nämlich beinahe ganz schwarz. Und ist eine solche der Tinction überhaupt zugänglich gewesen, so ist sie, so weit man sie in der Schnittreihe nur verfolgen kann, was oft auf überraschend lange Strecken möglich ist, ununterbrochen und ganz gleichmäßig gefärbt, angefangen von der centralen Ganglienzelle, wo sie ein- oder austritt, bis in die Sinneszellen der Peripherie, z. B. in die zerstreuten subepidermalen Sinneszellen (Taf. 31 Fig. 9) oder in die der Augen hinein (Taf. 30 Fig. 1 und 2). Dagegen ist es bei Methylenblaupräparaten, besonders wenn sie nicht nach meiner Methode hergestellt sind, wie Jedermann weiß, sehr oft der Fall, dass die Tinction einer leitenden Bahn streckenweise ganz ausbleibt, oder bloß eine unvollkommene Imprägnirung von ihr in Form von eingelagerten Körnchen stattfindet.

Da es nach den erwähnten Methoden mir zuerst gelungen ist, in der leitenden Substanz von Wirbellosen die leitenden Primitivfibrillen und die Inter-, respective Perifibrillarsubstanz zu differenziren, so bin ich auch zuerst in die Lage gekommen, nicht nur einen fibrillären Bau der Nerven, sondern auch die Continuirlichkeit der leitenden Primitivfibrillen nachweisen zu können. Bei Wirbelthieren, wo ja der fibrilläre Bau bereits durch Kupffer sehr schön demonstrirt wurde, erschweren, wie Eingangs schon erwähnt, einerseits die Fixirungsmethoden, welche bei ihnen die leitenden Primitivfibrillen am besten erhalten, die Verfolgung derselben in hohem Grade, andererseits sind diese für das detaillirte Studium an und für sich ziemlich ungünstig, da sie um sehr Vieles dünner als die der von mir untersuchten Wirbellosen sind. Um von den Golgi'schen Präparaten gar nicht zu reden, da ja solche überhaupt keinen Einblick in die feinere histologische Beschaffenheit des Nervensystems zulassen, so erschienen z. B. auch bei Wirbellosen die kleineren Nerven, meist auch die größeren (wie die Fasern, welche in der Darmwand von *Pontobdella* die Quermuskeln kreuzen), sogar in den Goldchloridpräparaten der früheren Forscher als gleichmäßig gefärbte, mehr oder weniger dunkel weinrothe (vinosus Saccardo) bis schwarze Fasern, wie die Achsencylinder in den Wirbelthiernerven, in denen höchstens eine vage Streifung angedeutet war (s. Taf. 32 Fig. 1 und 2).

Nun kann ich die Individualität und die Continuirlichkeit der leitenden Primitivfibrillen nicht nur an Flächenpräparaten mit Gold-

chlorid und Methylenblau, sondern auch in Schnittserien von verschiedener Richtung bei *Hirudo*, *Pseudobranchellion* und *Lumbricus* nach Goldchlorid- und Hämateïnfärbung (Hämateïnlösung I. A) ebenso gut demonstriren. Sie sind einzeln deutlich zu verfolgen in den peripherischen Nerven, in den Nervenstämmen, in den Connectiven, in den Ganglien, in den Ganglienzellen, den Muskelzellen und Sinneszellen etc. Schon in einem 10 μ dicken Schnitt sind lange Strecken von ihnen enthalten und nachweisbar, und durch Vergleich der benachbarten Schnitte ist in günstigen Fällen ihr ganzer Verlauf darzustellen. Am vortheilhaftesten sind in dieser Beziehung Frontalserien.

In Fig. 3 u. 4 Taf. 29 ist von der Primitivfibrille *pf I* des Schlundringes in einem allerdings 20 μ dicken (sagittalen) Schnitt vom Kopfe von *Pseudobranchellion* noch nicht einmal die ganze Strecke dargestellt, welche in der Schnittdicke enthalten war und mit dem Zeichenapparat genau verfolgt werden konnte. Die Zeichnung der Primitivfibrille *pf I* ist in Fig. 3 wegen Mangel an Raum im Gesichtsfelde (einer 600fachen Vergrößerung) bei * unterbrochen. In Fig. 4 ist sie bei * fortgesetzt und bei ** aus demselben Grunde wieder unterbrochen. In Fig. 2, wo die betreffenden Punkte mit * und ** ebenfalls bezeichnet sind, sieht man schon bei einer 150fachen Vergrößerung, dass sich die Primitivfibrille *pf I*, welche in Folge der isolirenden Färbung in der centralen Fasermasse nebst mehreren anderen schon sehr gut mit dem Auge, nur mit dem Zeichenapparat weniger genau, zu verfolgen ist, noch um eine Strecke weiter im Schnitte befindet. Sie kommt vom fünften Ganglion des hier ebenso, wie bei allen anderen eigentlichen Hirudineen aus sechs Ganglien[1] entstandenen (demnach 36 Ganglienzellenpackete zählenden) Schlundringes und verlässt diesen durch den rechten ersten Nervenstamm, welcher, parallel der Medianlinie, nach vorn gerichtet ist.

Was die leitenden Primitivfibrillen bei Wirbelthieren anbelangt, so habe ich sie am schönsten dargestellt a) im Ischiadicus von *Rana* nach Osmiumfixirung und Färbung mit Säurefuchsin (nach Kupffer) und noch besser mit Hämateïnlösung I. A; b) in den Spinalnerven von *Triton* nach Fixirung mit Zenker'scher Flüssigkeit (Durch-

[1] Bei *Pseudobranchellion*, und ebenso auch bei *Branchellion*, ist das VII. Ganglion in Folge von starker Verkürzung (richtiger Ausbleiben des Längenwachsthums) der Connective sehr nahe an die Schlundringgruppe gerückt und ist von dieser äußerlich nur durch eine ganz geringe Einschnürung der centralen Fasermasse, welche den verkürzten Connectiven entspricht, getrennt.

spülen des Gefäßsystems des ganzen Thieres mit der Fixirflüssigkeit, weiterer Einwirkung derselben drei Wochen lang nach Zerstückelung des Objectes, und Dreifachfärbung mit meiner Hämateïnlösung I, Rubin und Ammoniumpikrat; c) in den Spinalnerven von *Lophius* nach Sublimatfixirung und Goldchlorid- oder Hämateïnfärbung; d) im Rückenmark und auch in den Ganglienzellen der letzteren beiden Objecte.

b. Die Nervenstämme von *Hirudo*. Die Stütz- und Hüllvorrichtungen der Nerven und Ganglien.

Um zu sehen, wie die bekannten Bestandtheile eines Wirbelthiernerven (Achsencylinder, Myelinscheide, Schwann'sche Scheide etc.) denen des Nerven eines Wirbellosen entsprechen, vergleiche man die Fig. 7—10 Taf. 23 und 3—6 Taf. 24 mit Fig. 5 und 6 Taf. 27: man betrachte einerseits Quer- und Längsschnittbilder der Nervenstämme von *Hirudo* nach Goldchlorid-Ameisensäuretinction der Schnittserie und andererseits Quer- und Längsschnitte der motorischen und sensorischen Wurzeln von Spinalnerven bei *Lophius* (unweit vom Rückenmark) nach Fixirung mit Pikrinsublimat und Hämateïn- oder Goldtinction, und dann verfolge man in den Schnittserien das Verhalten der verschiedenen Bestandtheile der betreffenden Nerven bei ihrem Eintritt in das Bauchganglion, beziehungsweise in das Rückenmark.

Fig. 5 auf Taf. 24 stellt den Querschnitt eines gemischten Nervenstammes, des vorderen queren Nervenstammes des Mittelkörper-Somits, bei *Hirudo* in einer gewissen Entfernung vom Ganglion, aber noch vor der ersten Verästelung dar; Fig. 7 Taf. 23 ist der Querschnitt desselben Nervenstammes bei einem anderen Thier nach Abgabe von zwei kleinen Zweigen und eines großen, mehr rostrad und dorsolaterad gerichteten Astes. Die Lage dieses Astes ist in der topographischen Skizze Fig. 1 Taf. 29 (*avns*) angegeben; er nimmt von den motorischen Fasern *mnf* des Stammes nur einen kleinen Theil, von den sensorischen Bündeln *sb* dagegen, wie ich diese Art von Nervenfasern nenne, mehr als die Hälfte mit. Dieses Verhältnis wäre, selbst wenn man die Verzweigung des Nerven in der Schnittreihe nicht direct verfolgen könnte, schon durch den Vergleich der Zahl der verschiedenartigen Bestandtheile in den Querschnitten Fig. 7 Taf. 29 und Fig. 5 Taf. 24 zu konstatiren, da, wie noch gezeigt werden soll, entsprechende Nervenstämme in den verschiedenen Somiten des Mittelkörpers bei verschiedenen Individuen in derselben Entfernung vom Ganglion ziemlich dieselbe Anzahl der einzelnen Arten von

Nervenfasern enthalten, und je mehr sie sich vom Ganglion entfernen, eine um so größere Anzahl von durch Gliahüllen deutlich getrennten Nervenfasern ist in ihrem Querschnitte zu unterscheiden.

Beide Nervenstämme sind stark, aber nicht über das Physiologische (da sie ja in natürlicher Lage, sammt dem ganzen Körper fixirt wurden) contrahirt gewesen. Demnach erscheint im Durchschnitt eine und dieselbe Primitivfibrille in dem 10 μ (Taf. 24 Fig. 5) oder 5 μ (Taf. 23 Fig. 7) dicken Schnitt je nach der Einstellung bald als ein außerordentlich scharf gezeichneter schwarzer Punkt, bald komma- oder hufeisenförmig, und ihr Bild bewegt sich beim Heben und Senken der Mikroskopröhre in Schraubenwindungen, welche besonders bei den starken (motorischen) Primitivfibrillen sehr deutlich sind. Vergleicht man mit dem Querschnitt das Bild, welches dieselben Primitivfibrillen (in manchen Präparaten von mir kann man dieselben Individuen von Primitivfibrillen aus dem Querschnitt des Nerven in die paratangential, längs getroffene Strecke desselben verfolgen) im Längsschnitt zeigen (Taf. 24 Fig. 3, 4, 6), wo einzelne hier und da sogar schlingenförmige Windungen (Taf. 24 Fig. 6 *mpf I*) zu beschreiben scheinen, so überzeugt man sich noch mehr davon, dass der Verlauf der leitenden Primitivfibrillen eigentlich nicht als wellig, sondern als spiralig zu bezeichnen ist. Je mehr der Nerv im Leben gedehnt wird, um so steiler ist die Spirale, bis sie im stark gedehnten Nerv zu einer schnurgeraden Linie geworden ist. So sind z. B. in der Schnittreihe, nach welcher die Fig. 1 Taf. 23 und 1—7 Taf. 24 gezeichnet sind, die meisten Primitivfibrillen in den Connectiven, da das Thier im gestreckten Zustand fixirt wurde. Besonders das in Fig. 1 Taf. 23 und Fig. 7 Taf. 24 in zwei verschiedenen Schnitten gezeichnete Connectiv von *Hirudo* befand sich in einer der maximalen physiologischen entsprechenden Dehnung; und desshalb ist ein Vergleich namentlich von Fig. 1 mit Fig. 3 auf Taf. 23 besonders lehrreich. Letztere Figur ist nämlich, wie erwähnt, eine Darstellung der leitenden Primitivfibrillen im contrahirten Connectiv eines ziemlich stark zusammengezogenen *Aulastoma*.

In den erwähnten Nervenquerschnitten (Taf. 23 Fig. 7 u. Taf. 24 Fig. 5) unterscheidet man dreierlei Primitivfibrillen: die erste Art ist der Schwärzung beim Nachvergolden besonders zugänglich, sie erscheint auch in sonst weniger gut gelungenen Präparaten sehr deutlich differenzirt. Etwas weniger leicht zu differenziren sind die Primitivfibrillen der zweiten Art; aber sehr oft sind auch diese ganz schwarz und außerordentlich deutlich, wo die der dritten Art meist bloß

mehr oder weniger dunkel blaubraun (lividus SACCARDO) geworden sind. Nichtsdestoweniger sind sie aber auch in diesem Fall ganz sicher als Neurofibrillen zu erkennen, besonders im Längsschnitt des Nerven, wie z. B. in der weiter ganglionwärts längs getroffenen Strecke des Nerven, dessen Querschnitt in Fig. 5 Taf. 24 abgebildet ist, zumal da einzelne von ihnen eine ebenso starke Schwärzung, wie die zwei anderen Arten aufzuweisen pflegen. Befindet sich dagegen das Material, aus dem die zu tingirende Schnittreihe gemacht wurde, in einem für das Gelingen der Reaction besonders günstigen Zustande (s. unten bei »Nachvergoldung: Specielles«), und lässt man die Reduction bei directem Sonnenlicht, welches jedoch das Ameisensäurewasser nicht über das Optimum für die Reaktion erwärmt, vor sich gehen, so werden auch diese Primitivfibrillen alle ganz schwarz. Dann ist aber ein äußerst feiner stahlblauer Niederschlag hier und da in gewissen Gewebselementen, also eine partielle Imprägnirung neben der Tinction, schwer zu vermeiden. Doch wird man Körnchen der imprägnirten Stellen nie mit Querschnittsbildern von Neurofibrillen verwechseln können.

Die erste Art der stark differenzirten Primitivfibrillen *mpf* ist sehr (in den abgebildeten Präparaten bis zu $^1/_2$, ja sogar $^2/_3$ μ) dick und auch desshalb am meisten auffällig. Gewöhnlich ist jede einzelne, gelegentlich 2 oder 3, seltener mehrere in einen besonderen perifibrillären Mantel eingehüllt, der im contrahirten Nerv viel dicker ist, als im gestreckten, wogegen die Primitivfibrille selbst in allen Dehnungszuständen des Nerven gleich dick zu bleiben scheint. Im Querschnittbild ist also die im gestreckten Nerv immer punktförmige, im contrahirten komma-, hufeisen-, ja sogar schlingenförmige starke Primitivfibrille von einem mehr oder weniger rundlichen, farblosen, höchstens hell rosafarbigen Hof umgeben.

Aus der Thatsache indessen, dass im Querschnitt des nicht gestreckten Nerven bei einer gewissen Einstellung zwei oder mehr schwarze Punkte innerhalb eines Hofes sichtbar sind, lässt sich natürlich noch nicht ohne Weiteres folgern, dass dort zwei oder mehr Primitivfibrillen neben einander verlaufen. Die Einstellungsebene kann eine und dieselbe Primitivfibrille, falls sie einen etwas stärker gewundenen Verlauf hat, an mehreren Punkten schneiden. Dass Letzteres der Fall ist, davon kann man sich nur dann einfach durch Heben und Senken des Tubus überzeugen, wenn die ganze Windung oder wenigstens eine Umbiegungsstelle der Fibrille innerhalb der Schnittdicke enthalten ist, sonst muss man die Entscheidung durch

den Vergleich mit dem benachbarten Schnitt suchen. In dem 5 μ dicken Schnitte, nach welchem Fig. 9 *A* und *B* Taf. 23 gezeichnet sind, war Ersteres möglich. *A* ist das Bild des Querschnittes von einem kleinen, wahrscheinlich aus lauter sensorischen Bündeln (s. w. u.) bestehenden Nerven, *B* dasselbe 4 μ tiefer als bei *A*. Die Primitivfibrille *pf* in der Nervenfaser *snf* (*sb*) *1* ist in *A* bloß durch einen Punkt, in *B* durch drei Punkte vertreten. (Es handelt sich um eine in sensorischen Bündeln *sb* zwischen den viel dünneren nur vereinzelt und seltener vorkommende starke Primitivfibrille.) Gelegentlich kann aber auch eine solche Strecke der Primitivfibrille in die Schnittdicke fallen, wo sie sich gerade spaltet, entweder um sich, wie gezeigt wurde (s. Fig. 3 Taf. 23 und Fig. 3, 4 Taf. 24), nach kurzer Strecke wieder zu vereinigen, oder um sich ohne Wiedervereinigung dichotomisch zu verzweigen. Eine stärkere Primitivfibrille kann sich nämlich innerhalb der Nervenfaser, auch ohne dass sich letztere selbst verzweigt, sowohl in centripetaler als auch in centrifugaler Richtung wiederholt, meist unter sehr spitzem Winkel, dichotomisch verästeln, und die Äste verlaufen nachher parallel mit einander in der nun mehrere, noch immer starke Primitivfibrillen enthaltenden Nervenfaser. Andererseits kann eine solche (z. B. die noch unverästelte Nervenspindel, s. w. u.) von Hause aus mehrere besitzen, ohne zu dem Typus der sensorischen Bündel zu gehören, welche stets eine größere Anzahl viel dünnerer Primitivfibrillen in sich vereinigen.

Der perifibrilläre Hof um die starken, mit *mpf* bezeichneten Primitivfibrillen ist nach außen von einer je nach der verschiedenen Contraction des Nerven verschieden dicken Linie begrenzt, welche stets eine von der der Substanz des Hofes verschiedene Farbenreaction zeigt. Durch Nachvergoldung wird sie dunkel fleischfarbig (incarnatus Saccardo) und bildet eine sehr deutliche, besondere äußere Scheide für jede Primitivfibrille dieser Art. Im Längsschnitt verlaufen die Durchschnittslinien der Hüllen parallel mit der Richtung des ganzen Nervenstammes, also vollkommen gerade und parallel mit einander, wenn der Nerv gerade liegt, wobei die umhüllten Primitivfibrillen selbst doch noch sehr gewunden sein können. Die Windungen der letzteren finden also immer innerhalb der geraden oder wenigstens nie den Windungen der Primitivfibrille folgenden Scheide Platz (Fig. 6, 10 und 3, 4 Taf. 24), welche sich den Fibrillen im gedehnten Nerv viel enger anlegt, als im contrahirten. Im sehr stark contrahirten Nerv kann übrigens die Scheide quere Einschnürungen zeigen (Fig. 3, 4 Taf. 24), die sich gelegentlich dicht hinter

einander befinden und so neben einer anderen, später zu besprechenden auch eine Art Querstreifung verursachen, aber nie tief gehen.

Die eben geschilderten Primitivfibrillen können in den erwähnten Schnittreihen leicht in das Ganglion zurück verfolgt werden. In der Fasermasse des Ganglions sieht man einen Theil von ihnen caudad oder rostrad umbiegen, die Fasermasse in derselben Hälfte, wo sie eingetreten, oder nachdem sie in die andere hinübergegangen sind, der Länge nach durchsetzen und sich in das betreffende Connectiv hineinbegeben (richtiger von dort kommen). Gelegentlich spaltet sich eine bereits in das Ganglion eingetretene, aber noch einheitliche Primitivfibrille in mehrere Schenkel, die dann verschiedene Richtungen einschlagen. Das heißt, um nach meiner Auffassung physiologisch (wenn nicht auch histogenetisch) ganz richtig zu sprechen: es vereinigen sich von verschiedener Richtung kommende Primitivfibrillen zu einer einheitlichen, dickeren Primitivfibrille, bevor diese aus der centralen Fasermasse des Ganglions in einen queren Nervenstamm eintritt. So vereinigen sich z. B. in Fig. 4 Taf. 25 die Primitivfibrille *pf Ia*, welche aus dem rechten Connectiv vor dem Ganglion kommt, und Primitivfibrille *pf Ib*, welche aus dem Connectiv derselben Seite hinter dem Ganglion her zu verfolgen ist, zur Primitivfibrille *pf I*, welche in den rechten hinteren Nervenstamm *hwr* eintritt. (Keine von ihnen verläuft wellig, da das Thier, wie gesagt, in gestrecktem Zustande fixirt wurde, wesshalb die Primitivfibrillen im Connectiv einen geraden Verlauf besitzen: s. Fig. 1 Taf. 23). Einige wenige von den starken Primitivfibrillen gehen mit einem kleinen Bogen in der Fasermasse, eventuell ganz nahe zu deren Seitenfläche, in den anderen Nervenstamm derselben Seite über. Eine weit größere Anzahl lässt sich direct in je eine Ganglienzelle verfolgen, das heißt sie kommen, in physiologischem Sinne, wenn auch nicht in histogenetischer Beziehung, von einer solchen.

Leicht zu constatiren ist diese Thatsache sowohl bei Hirudineen als auch bei *Lumbricus*. Bei *Hirudo* stellt sie Fig. 5 Taf. 25, bei *Lumbricus* Fig. 8 und 9 Taf. 28 dar.

Die in Fig. 5 Taf. 25 angedeutete Ganglienzelle entspricht der in Fig. 2 Taf. 31 nach einem Methylenblaupräparat, wo die leitenden Primitivfibrillen nicht besonders differenzirt waren, dargestellten Zelle. (Auf diesen Typus von Ganglienzellen kommen wir noch zu sprechen.) Ganz genau ihr Gegenstück befindet sich aber auf der linken Seite des Ganglions in derselben Schnittreihe. Beide sind gleich groß, gehören zu den größeren Ganglienzellen und liegen in der Aus-

buchtung, welche von der entsprechenden Grenzlinie des vorderen und hinteren Nervenstammes und der seitlichen Grenzlinie der centralen Fasermasse des Ganglions gebildet wird. Sie sind näher zum vorderen Nervenstamm und richten ihren Fortsatz gegen diesen und die centrale Fasermasse. Im Fortsatz von beiden sind je zwei sehr starke, eine etwa halb so dicke und eine größere Anzahl mehr peripherisch gelagerter sehr dünner Primitivfibrillen. Eine dicke Primitivfibrille *mpf* biegt, an der Nervenwurzel angelangt, rasch in den Nerven ein und ist darin noch weiter zu verfolgen. Die andere dicke Primitivfibrille *pf* (?) begiebt sich dagegen in die centrale Fasermasse. Die dritte, halb so dicke von der rechten (abgebildeten) Ganglienzelle *mpf* (?) lässt sich ebenso wie *mpf*, mit der sie ziemlich parallel verläuft, in den Nervenstamm hinein verfolgen. Dagegen begiebt sich die ähnliche Primitivfibrille der (nicht abgebildeten) Ganglienzelle auf der linken Seite nicht in den Nervenstamm, sondern in die centrale Fasermasse, wo sie sich einem paralateralen sensorischen Bündel (s. w. u.) hinzugesellt. Offenbar ist hier in beiden Zellen je eine Primitivfibrille, deren Äquivalent auf der anderen Seite sichtbar ist, aus irgend einem Grunde undifferenzirt geblieben, denn vorhanden sind sie ganz gewiss. Das Centralnervensystem von *Hirudo* ist nämlich bis auf die geringsten Einzelheiten symmetrisch gebaut, wie z. B. schon aus der mit photographischer Genauigkeit gezeichneten Fig. 1 Taf. 26 ersichtlich ist[1].

In der Achse des Fortsatzes[2] von solchen birnförmigen Ganglienzellen der Hirudineen befindet sich indessen meist nur je eine starke Primitivfibrille von der in Rede stehenden Sorte, wie es z. B. in Fig. 7 Taf. 28 bei *Hirudo* schön zu sehen ist. Dagegen strebt an der Peripherie des Fortsatzes eine größere Anzahl viel feinerer Primitivfibrillen dem Körper der Ganglienzelle zu. Wie letztere Primitivfibrillen, die nicht leicht zu differenziren sind, innerhalb des Zellkörpers der Ganglienzelle in die dicke axiale Primitivfibrille übergehen, will ich später zeigen, vorläufig soll bloß auf die Thatsache aufmerksam gemacht werden, dass, wie gesagt, die starken,

[1] Figuren, welche diese Thatsache auch in Betreff der bloß bei stärkeren Vergrößerungen verfolgbaren Einzelheiten beweisen, will ich, um die Herstellungskosten dieses Aufsatzes nicht auch durch jene zu vermehren, diesmal nicht veröffentlichen. Sie werden in meiner seit lange vorbereiteten Hirudineen-Monographie einen geeigneteren Platz finden.

[2] Ich wiederhole, dass ich von Fortsätzen der Ganglienzellen bloß im anatomischen Sinne spreche, aber diese Gebilde nicht ohne Weiteres auch in physiologischem und histogenetischem Sinne als solche bezeichnen will.

sehr auffallend differenzirten Primitivfibrillen, welche im Nerv einzeln für sich (oder zwei bis drei, selten mehr von ihnen gemeinsam) eine besondere Scheide besitzen, direct von je einer Ganglienzelle kommen. Ähnliche Ganglienzellen des Centralnervensystems können — bei Hirudineen viel seltener, bei *Lumbricus* (siehe Fig. 6 Taf. 26, Fig. 7 Taf. 27, Fig. 8 u. 9 Taf. 28) und anderen Wirbellosen oft — auch anders als birnförmig sein und mehrere Fortsätze besitzen. Von diesen Fortsätzen enthält einer (oder zwei: Fig. 9 Taf. 28) bloß jene starke Primitivfibrille, welche man direct in einen Nerv (oder in ein Connectiv, welches übrigens im Wesentlichen auch ein Nerv wie die übrigen ist) verfolgen kann; die anderen Fortsätze führen viel dünnere Primitivfibrillen, welche sich nach Durchsetzung des Körpers der Ganglienzelle eventuell sämmtlich in der starken Primitivfibrille vereinigen und so die Ganglienzelle verlassen.

Nach der gegenwärtig allgemein angenommenen Auffassung des Nervensystems der Wirbelthiere pflegt man bloß jenen Fortsatz einer Ganglienzelle als motorisch zu bezeichnen, welcher als sogenannter Achsencylinderfortsatz (Nervenfortsatz Gerlach, Neuraxōn oder Axōn Kölliker) direct in einen Nerv zu verfolgen ist und zu dessen Achsencylinder wird. Nach dieser Analogie würden die eben besprochenen dicken, schwarz tingirten Primitivfibrillen je einem motorischen Achsencylinder einer Nervenfaser der Wirbelthiere entsprechen. Da ich indessen auf Grund einer Reihe von Befunden (s. zum Theil weiter unten) meinerseits der Ansicht bin, dass nicht nur motorische, oder überhaupt centrifugal leitende, sondern auch sensorische, oder überhaupt centripetal leitende Primitivfibrillen, und zwar ohne Einschaltung des diffusen Elementargitters, direct in centrale Ganglienzellen zu verfolgen sind, so konnte mir diese Analogie noch keineswegs als genügender Beweis für die motorische Natur der in Rede stehenden Primitivfibrillen erscheinen.

Ich habe nach anderen Beweisen gesucht und einen solchen, wie man ihn sich nicht kräftiger wünschen kann, auch gefunden. Kleinere Nerven, die bloß Primitivfibrillen von dieser Sorte führen, wie z. B. der in Fig. 10 Taf. 23 im Querschnitt abgebildete, verlassen die größeren, noch gemischten Stämme und begeben sich zu Bündeln von Muskelfasern, und ich konnte an Schnitten wiederholt mit voller Deutlichkeit sehen, wie sich weiter einzelne Primitivfibrillen mit ihren Hüllen vom kleinen Nerv trennten, und wie die Primitivfibrille, nach wiederholter Verzweigung in eine Muskelfaser eingedrungen, diese in der später zu beschreibenden Weise innervirte. Auch eine

noch so vollkommen gelungene Goldchlorid-Ameisensäuretinction vorausgesetzt, kann man gelegentlich eine ganze Menge von Schnitten durch den *Hirudo*-Körper durchmustern, ohne ein einziges solches Bild vor Augen zu bekommen, andererseits stößt man aber hier und da auf Schnitte, in welchen gewisse Muskelbündel auf einmal eine überraschend große Anzahl von Nervenendigungen aufweisen. Die Ursache davon ist, dass größere Gruppen der sehr langen Muskelzellen stets in derselben bestimmten Höhe innervirt werden. So zeigt Fig. 1 Taf. 32 in einem 15 μ dicken Querschnitt des Vorderkörpers von *Pontobdella*, welche sich in dieser Beziehung ganz so wie *Hirudo* verhält, an einer sehr beschränkten Stelle (600fache Vergrößerung!) 12 Nerveneintritte in longitudinale Muskelfasern; in Fig. 2 sind unter denselben Umständen 8 Nerveneintritte in diagonale und circulare Muskelfasern zu sehen. Auf beide Bilder kommen wir später noch zurück. Bei *Hirudo* sind frontale Schnittreihen aus dem Vorderkörper zum Verfolgen der motorischen Primitivfibrillen zu den Muskelfasern am günstigsten. Das Thier muss man in gestrecktem Zustand fixirt haben. Dann sind die geradegestreckten dünnen motorischen Nerven in der den Schlund umgebenden Muskelmasse sehr schön zu verfolgen, und es ist leicht zu sehen, wie einzelne Primitivfibrillen quer abbiegen und sich zu den hier besonders starken Muskelfasern begeben.

Der helle Hof um die Primitivfibrille herum, welcher von dem von mir bei den verschiedensten Wirbellosen (Würmern, Crustaceen, Mollusken) bereits vor 7 Jahren nachgewiesenen Myelin allerdings nur wenig enthält, entspricht der Markscheide. Die äußere, den hellen Hof begrenzende Scheide scheint auf den ersten Blick der Schwann'schen Scheide zu entsprechen. Sie begleitet die Primitivfibrille mit ihrem blassen Mantel von Perifibrillärsubstanz ebenso wenig in die centrale Fasermasse des Ganglions hinein, wie die Schwann'sche Scheide die Nervenfaser eines Wirbelthieres in das Rückenmark. Sie verliert sich in der weiter unten anzugebenden Weise noch vor dem Ganglion oder sie geht in das dichte Geflecht von Gliafasern über, welches die Fasermasse des Ganglions von *Hirudo* begrenzt, und dringt in das Innere der Fasermasse nur in so fern ein, als auch die Gliahülle zahlreiche fadige und bündelförmige Balken, die dort mannigfach aus einander strahlen, in das Innere des Ganglions sendet.

Diese äußere Grenzschicht der centralen Fasermasse der Ganglien, in welche die Scheide der einzelnen Nervenfasern übergeht, setzt sich andererseits auch auf die Oberfläche der einzelnen Ganglien-

zellen fort. Die sie zusammensetzenden, mit einander eng verwobenen Fäserchen gehen zunächst auf den Stiel der hier stets birnförmigen (wenn auch gelegentlich mit mehreren, allerdings stets viel dünneren Fortsätzen, als der Stielfortsatz versehenen) Ganglienzelle über und verbreiten sich von hier auf den Körper derselben. Dort verflechten sie sich mit Gliafasern anderen Ursprungs und versehen so eine jede Ganglienzelle mit einer besonderen, eng anliegenden, dichten Hülle.

Die Hülle kann, falls besagte Fasern gut differenzirt sind, wie in meinen Goldchloridschnitten, wo sie, einzeln betrachtet, etwa bräunlich-kirschroth (nahe zur Farbe purpureus SACCARDO, aber nicht identisch damit) und nicht sehr dunkel, nie schwarz, wie die leitenden Primitivfibrillen erscheinen, auf Durchschnitten der Ganglienzelle, wo die Tangentialebene der betreffenden Stelle der Hülle vertical auf das Gesichtsfeld steht, beinahe homogen und ziemlich dunkel (atropurpureus SACCARDO mit etwas Braun) aussehen. In solchen Fällen überzeugt man sich davon, dass sie sowohl nach innen, als auch nach außen scharf abgegrenzt ist und besonders nach außen, aber gelegentlich auch nach innen, in die Ganglienzelle Fortsätze schickt. Nur an Schnitten, wo die Ganglienzelle irgendwie tangential getroffen ist, und besonders, wenn bloß ein dünneres oberflächliches Segment von ihr in der Schnittdicke liegt, löst sich diese Membran optisch in ein dichtes Netzwerk von Fibrillen auf, welche indessen, ich muss es betonen, nicht mit den leitenden Primitivfibrillen verwechselt werden können.

Je gelungener eine Goldchloridtinction, um so heller (verdünnter) ist die Farbe jener Fasern, die ich als Gliafasern betrachten will, die Farbe der leitenden Primitivfibrillen dagegen um so dunkler, nicht nur gesättigter, sondern dem Schwarz um so näher stehend. Immer sind die leitenden Primitivfibrillen viel schärfer gezeichnet und auf so kurze Strecken, wie z. B. die Länge der Gliafasern, gleichmäßig dick, ohne Verjüngung und ohne irgendwelche Anschwellungen. Doch darauf kommen wir auch bei der Besprechung der Ganglienzellen selbst noch zurück.

Endlich gehen die Gliafasern der Grenzschicht der centralen Fasermasse des Ganglions auch in jene feste und im Leben, sowie auch in guten Präparaten, prallgefüllte Kapsel über, welche eine jede der 6 charakteristischen Ganglienzellengruppen, die bei sämmtlichen Hirudineen in gleicher Anzahl an der Bildung eines Ganglions im Centralnervensystem Theil nehmen, besonders umhüllt. Diese Kapsel ist von den Ganglienzellen und von gewissen großen Stern-

zellen, welche man bis zur Mittheilung von Rohde über das Nervensystem der Hirudineen allgemein für pluripolare Ganglienzellen gehalten hat (die aber in der That keine solche und auch keine einfachen Stützzellen, wie Rohde glaubt, sondern ein Mittelding zwischen Gliazellen und Nervenzellen sind), im Leben beinahe vollkommen ausgefüllt.

Nur wenn die Ganglienzellen eine stärkere Volumabnahme als die umgebende Kapsel erlitten haben, was leider nach den meisten Fixirungen nicht zu vermeiden ist und auch bei den für meine Goldtinction nothwendigen Sublimatfixirungen, wenn auch bei gewissen Cautelen nur in geringem Grade, eintritt, entsteht ein größerer Zwischenraum zwischen den Ganglienzellen innerhalb der Gliakapsel. Dieser Zwischenraum enthält dann außer den Gliafibrillen der Sternzellen-Fortsätze ein verworren fädig-körniges Coagulum, welches einerseits aus der im Leben vollkommen homogenen und, dem Gesagten gemäß, nur spärlichen intercellulären Gallerte, andererseits aus dem aus den Ganglienzellen bei ihrer Volumabnahme durch ihre eigene Gliamembran heraustretenden, eiweißhaltigen Zellsafte entsteht. Konnte nun das angewandte mikrotechnische Verfahren, wie es bei, ich getraue mich zu behaupten, sämmtlichen früheren Untersuchungen über die feinere Structur des Centralnervensystems der Hirudineen der Fall war, keine gehörige färberische Differenzirung der verschiedenen histologischen Bestandtheile herbeiführen, so war es auch unmöglich einerseits die Fädchen jenes intercellulären Coagulums, andererseits die Balken des zwar wabig structurirten, aber von der Gliamembran der Ganglienzelle retrahirten und fädige Fortsätze zurücklassenden Somatoplasmas von den Gliafibrillen im mikroskopischen Bild gehörig zu trennen. Von den leitenden Primitivfibrillen will ich gar nicht reden, da sie in solchen Präparaten absolut unsichtbar waren und früheren Autoren auch vollkommen verborgen blieben.

Die eben beschriebene gemeinsame Gliakapsel, welche man die Tunica propria des Ganglienzellenpackets nennen könnte, befindet sich, nach Art der Tunicae albugineae bei den Wirbelthieren, z. B. des Hodens, in einer ziemlichen Spannung und übt auf den Inhalt des Packets einen bedeutenden Druck aus. Die Ganglienzellen werden bei der geringsten Verletzung von ihr durch den Riss herausgepresst, und falls gleichzeitig auch die das ganze Ganglion umgebende weiter unten noch zu besprechende bindegewebige Hülle geöffnet wurde, so ragen sie an der Oberfläche des Ganglions, geschützt durch ihre eigene Gliamembran, frei hervor.

Liegt eine Ganglienzelle nahe bei einer Nervenwurzel und sendet sie eine starke Primitivfibrille, oder auch mehrere, direct in den Nerv, wie in Fig. 5 Taf. 25, so kann es auf den ersten Blick so erscheinen, als ob die Scheide der Primitivfibrille (der eventuell bloß eine Primitivfibrille führenden, sagen wir motorischen Nervenfaser) direct auf den Stiel und somit auf den Körper der Ganglienzelle übergehen würde, und die Nervenfaser sammt allen ihren Hüllen einfach der Fortsatz der Ganglienzelle wäre. Das kommt aber nach dem oben bereits Mitgetheilten bloß daher, dass die äußere Scheide der Nervenfaser, sich auffasernd, in jene begrenzende Gliaschicht der centralen Fasermasse übergeht, und diese sich sofort auf den Stiel und so in die besondere Hülle der Ganglienzelle fortsetzt.

Die äußere Scheide der motorischen Primitivfibrillen ist auch im peripherischen Verlaufe des Nerven aus feinen Fasern zusammengesetzt. Letztere sind in eine homogene Grundsubstanz eingebettet, sehr dünn und weniger leicht als im Centrum zu differenziren. In meinen Goldchloridpräparaten erscheinen sie ziemlich blass und nicht scharf gezeichnet. Sie bilden kein unregelmäßiges Geflecht, sondern sind, in zwei sich kreuzenden Systemen angeordnet, mit einander ziemlich parallel. Im stark contrahirten Nerv sind alle nahezu quer gerichtet, und die zwei Systeme kaum von einander zu unterscheiden. Im gestreckten Nerv verlaufen sie diagonal und bilden mit der Längsachse der Nervenfaser einen um so geringeren Winkel, je stärker der Nerv gedehnt ist. Sie verhalten sich also in dieser Beziehung und in diesem Fall ganz so, wie die zwei Systeme von contractilen Primitivfibrillen in den sogenannten doppelt schräggestreiften Muskelfasern der Mollusken. Ich glaube ihnen eine bedeutende Elasticität zuschreiben zu müssen.

Die Scheide der zwei anderen bei *Hirudo* noch zu beschreibenden Arten von Nervenfasern (der sensorischen Schläuche und der sensorischen Bündel, wie ich sie nenne) ist im Wesentlichen ebenso wie die der besprochenen motorischen Fasern beschaffen.

Auch die Fibrillen der Nervenscheiden sind wohl als Gliafasern zu bezeichnen, obwohl sie einen anderen Ursprung, als der größte Theil im Centrum, zu haben scheinen. Sie verhalten sich nämlich in den sensorischen Nervenfasern, besonders in den sensorischen Schläuchen, wo sie am stärksten und am leichtesten darstellbar sind, ganz so wie im Centrum.

Ein Übergang der Gliafibrillen der Scheide von einer Nervenfaser auf die benachbarte findet bei den gnathobdelliden Hirudineen

nicht statt. Die Scheide einer jeden Nervenfaser (*gsche*) ist sowohl nach innen, als auch nach außen scharf begrenzt, so wie sie die Fig. 7 Taf. 23 und 5 Taf. 24 zeigen. Damit ist aber nicht gesagt, dass die Nervenfasern, welche in einem gegebenen Querschnitt eines Nervenstammes als anatomische Einheiten durch ihre Gliascheiden von einander getrennt auftreten, auch im proximaleren Verlauf des Nervenstammes so gewesen sind. Je näher man in einer Schnittreihe eines Nervenstammes dem Ganglion, von wo er entspringt, kommt, um so mehr früher getrennt gewesene Nervenfasern sieht man mit ihren Nachbarn verschmelzen. Der Querschnitt beherbergt um so weniger anatomisch getrennte Nervenfasern. Und letztere sind nicht einmal entsprechend dicker, da bei seinem Ursprung der ganze Nerv bedeutend dünner erscheint, als in seinem weiteren Verlauf, ebenso wie auch jeder Nervenstamm dünner ist, als die Äste, in welche er sich spaltet, zusammengenommen. Entsprechend größer in den centralwärts verschmelzenden Nervenfasern ist bloß ihr Gehalt an leitenden Primitivfibrillen, die natürlich um so dichter zusammengepackt sind.

Jeder Nerv, sei es ein größerer Stamm von gemischtem Charakter oder ein kleiner rein motorischer oder sensorischer Nerv, besitzt eine für alle in ihm enthaltenen Nervenfasern gemeinsame bindegewebige Hülle. Sie bildet, wie aus den Querschnitten in Fig. 7—10 Taf. 23 und Fig. 5 Taf. 24 ersichtlich, eine mehr oder weniger breite äußere, ununterbrochene Zone um den Nerv herum (*nsche*). In gestreckten Nerven ist sie relativ schmäler als in contrahirten, und ebenfalls auch relativ schmäler in den rein motorischen als in den rein sensorischen bei gleicher Zahl der darin enthaltenen Nervenfasern. (Vergleiche Fig. 8, einen rein sensorischen Nerven mit Fig. 10, einem rein motorischen.) Diese gemeinsame bindegewebige Umhüllung, welche ich die Neurilemmscheide nennen möchte, besteht aus einer homogenen, in verschiedenen macerirenden Medien (20%iger Salpetersäure, meiner Macerationsflüssigkeit etc.) leicht löslichen Grundgallerte und regellos gelagerten dünnen Fasern darin, nebst spärlichen Bindegewebszellen. Letztere sind sehr klein, in den Nerven vorwiegend spindelförmig, mit sehr dünnen, langgezogenen, der Nervenachse meist parallelen Fortsätzen und einem kleinen, doch relativ eher groß zu nennenden Kern (*bk* in Fig. 5 Taf. 24)[1]. Ein Theil

[1] Bei den Rhynchobdelliden sind die geformten Bestandtheile der Neurilemmscheide anders beschaffen, auch der gesammte feinere Bau der Nerven, natürlich bei vollkommener Übereinstimmung des Leitenden selbst, verschieden. Darauf will ich indessen nicht eingehen, da ich ja nicht die Histologie des Nervensystems der Hirudineen überhaupt zu schildern habe.

der in der Grundgallerte eingebettet erscheinenden feinen Fasern ist offenbar ein Kunstproduct, wie diejenigen, welche innerhalb der Tunica propria der Ganglienzellenpackete erwähnt wurden. Immerhin sind sie in den Präparaten stets vorhanden, und feine Fibrillen dringen auch in das Innere des Nerven, zwischen die einzelnen Nervenfasern ein. Entweder breitet sich demnach die Grundgallerte der Hülle, als interstitielle Grundsubstanz, wahrscheinlich auch zwischen den einzelnen Nervenfasern aus, oder aber (vielleicht sogar nebenbei) füllen sich die in Folge der Behandlung sicher größer gewordenen Interstitien mit aus den Nervenfasern herausgetretenen Säften, und die Fibrillen entstehen durch fädige Coagulirung derselben. Auch hier ist bei einer ungenügenden färberischen Differenzirung die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass Gliafibrillen der Nervenfaserscheiden mit Bindegewebsfibrillen der inneren Neurilemmscheide confundirt werden. Möglich ist dies besonders in mehr tangentialen Längsschnitten. In diesem Fall kann es den Anschein haben, als ob die Gliafibrillen der Nervenfaserscheide sich mit der Umgebung verflechten und auf benachbarte Nervenfasern übertreten würden. Die Gefahr ist indessen nicht groß, da das Bindegewebe der Neurilemmscheide überall besonders leicht von dem Gliagewebe mikrotechnisch zu differenziren ist, wie wir es gleich zeigen werden. Hat ja sogar Rohde die beiden ganz richtig zu trennen gewusst, nur will er von einem Unterschiede zwischen dem Gliagewebe und dem Nervenspongioplasma nichts wissen[1].

Die Neurilemmscheide zeigt etwas wie eine Andeutung von concentrischer Schichtung und ist von einer Anzahl Lymphspalten durchsetzt, welche, je nachdem man sie gefüllt oder collabirt antrifft, bald leicht, bald kaum nachzuweisen sind. In Fig. 7 Taf. 23 ist eine sehr auffällige (*lsp*) etwas schräg durchschnitten abgebildet. Die Lymphspalten erstrecken sich, wie in Fig. 5 Taf. 24 angedeutet, auch zwischen die einzelnen Nervenfasern.

In die Neurilemmscheide ist endlich in ganz bestimmter Lage auch der Nervenmuskel eingebettet. Einen solchen besitzen bloß die Nervenstämme, die dünneren, z. B. rein motorischen oder sensorischen Nerven entbehren ihn. Höchstens kann sie ein Fortsatz des Muskels des Stammes, welcher bei der Verzweigung des letzteren sich ebenfalls verästelt, eine Strecke weit begleiten. Größeren

[1] Die näheren Litteraturangaben werden in der zweiten Mittheilung folgen.

Nervenstämmen folgt der Muskel, wenn sie auch rein sensorisch sind, ganz bis in das betreffende Organ hinein: so begleitet der Muskel die Augennerven von *Hirudo* in das Auge, bis an die Retinazellen (*m* in Fig. 3 Taf. 30 und Fig. 6 Taf. 31). Der Nervenmuskel stellt sich im Querschnitt des Nerven stets als der Durchschnitt einer Muskelfaser, einer Muskelzelle, dar. Er schmiegt sich den benachbarten Nervenfasern immer eng an (*nm* in Fig. 7 Taf. 23 und Fig. 5 Taf. 24).

Außerhalb der Neurilemmscheide ist bei Gnathobdelliden stets sehr deutlich noch eine Scheide zu beobachten. Dieselbe besteht aus zwei Blättern (*dsche*), dem inneren und dem äußeren Blatt. Das innere und das äußere Blatt bilden die entsprechenden Wände eines den Nerv rings umgebenden Perineuralsinus. Letzterer ist die directe Fortsetzung des Blutsinus, welcher bei Gnathobdelliden den ganzen Bauchstrang umhüllt. Er ist sowohl um die größten als auch um die kleinsten Nerven nachzuweisen (*pnsi* in Fig. 7—10 Taf. 23 und Fig. 5, 6 Taf. 24). Blut in ihm mit spärlich zerstreuten Blutkörperchen zeigen meine Präparate nur in den größeren Nervenstämmen, da das Blut beim Abtödten der Thiere, wie es scheint, gegen den großen Bauchstrangsinus zurückströmt. Beide Blätter sind sowohl gegen das Lumen des Perineuralsinus, als auch gegen das Bindegewebe der Neurilemmscheide einerseits und gegen das den Nerven außen umgebende interstitielle Bindegewebe des Körpers scharf abgegrenzt. Sie bestehen aus einer Art Endothel, dessen kleine Kerne, in ganz regelmäßigen Abständen, nach verschiedenen Methoden leicht zu tingiren sind[1]. Dagegen konnte ich bei Hirudineen die Zellgrenzen, welche in der entsprechenden Membran bei *Astacus* sehr gut mit Methylenblau und Silber zu imprägniren, ja sogar gelegentlich auch bei *Lumbricus* darstellbar sind, noch nicht scharf sichtbar machen.

Die Connective sind mit denselben Stütz- und Hüllvorrichtungen, im Wesentlichen in derselben Weise, wie die Nervenstämme ver-

---

[1] Da die Kerne sehr platt und ziemlich chromatinarm sind, so darf man, wenn man sie sichtbar machen will, die Membran selbst höchstens ganz wenig mitfärben, sonst werden sie verdeckt. Auch Goldchlorid färbt zwar nicht letztere zu stark mit, aber das Bindegewebe der unterliegenden Neurilemmscheide. Im Gegentheil färbt sich die Neurilemmscheide mit Methylenblau in der Regel gar nicht, während die Kerne der Endothelmembran unter Umständen eine ganz lebhafte Tinction erhalten, so dass sie auch in Flächenansichten scharf hervortreten.

sehen. Anders verhält sich in ihnen nur das Gliagewebe, welches ja im Nerv eine ganz besondere, scharf abgegrenzte Scheide für jede Nervenfaser bildet. Auch im Connectiv besitzt jede Nervenfaser eine Gliascheide, somit auch jede motorische Primitivfibrille, welche für sich allein je eine Nervenfaser darstellt; aber die Scheide der Nervenfasern ist hier bloß nach innen schärfer abgegrenzt, also gegen die myelinarme Umhüllung der betreffenden motorischen Primitivfibrille, beziehungsweise gegen das Bündel von sensorischen Primitivfibrillen, welche, wie wir gleich sehen werden, eine viel Myelin enthaltende Interfibrillärsubstanz zusammenhält. Nach außen sind die Gliafibrillen der Nervenfaserscheiden mit denen von benachbarten vielfach verflochten. Stärkere, vorwiegend radiär verlaufende, seitlich abgeplattete Gliabalken spalten sich an ihren beiden Enden pinselförmig in dünnere Fibrillen, die sich ihrerseits weiter spalten und verästeln. Auch seitlich geben die starken Gliabalken feinere Fibrillen ab. Nun umringen die feinsten Gliafibrillen von verschiedener Seite her die einzelnen Nervenfasern und bilden so deren Scheide. Die Gliabalken aber, von welchen sich solche Fibrillen abspalteten, ziehen weiter, schieben sich zwischen die benachbarten Nervenfasern und geben auch für deren Scheide feinere Fibrillen ab. Rohde hat dieses Verhalten der Gliafibrillen im Wesentlichen ganz richtig geschildert, nur ist für ihn das Gliagewebe mit manchem Anderen zusammen lauter Spongioplasma.

Um die Anordnung des Gliagewebes im Connectiv richtig beurtheilen zu können, muss man Längsschnitte, sowohl diagonale als auch tangentiale, mit Querschnitten, beide sowohl vom contrahirten, als auch vom gestreckten Connectiv vergleichen, in welchen die Gliafasern, wie z. B. in meinen vergoldeten Schnitten, deutlich differenzirt sind. Dabei muss man auch darauf achten, dass die verglichenen Schnitte oder Stellen des Schnittes von entsprechenden Regionen des Connectivs seien. Schnitte aus verschiedenen Höhen des Connectivs geben nämlich, besonders bei Hirudineen, verschiedene mikroskopische Bilder. Wesshalb, wird weiter unten gesagt.

Fig. 3 Taf. 23 stellt den seitlichen Theil eines paratangentialen Längsschnittes vom contrahirten Connectiv von *Aulastoma* dar, und zwar jene Partie in der Fig. 5, einer zur Orientirung dienenden topographischen Skizze, welche sich beim Stern zwischen den beiden parallelen, schrägen Linien befindet. Man sieht, dass die Balken des Gliagewebes (*glg*) ziemlich genau unter rechtem Winkel zur Längsachse des Connectivs stehen. Man sieht auch, dass die, wie

gesagt, seitlich abgeplatteten Gliabalken in regelmäßigen Längsreihen, das heißt in radiären Septen angeordnet sind. Diese Septen werden also, falls das Präparat die einzelnen Gliabalken und Fibrillen nicht unterscheiden lässt, im Längsschnitt als scharf gezeichnete Längslinien erscheinen, so oft die Ebene, in welcher sie sich befinden, vertical auf das Gesichtsfeld, oder, bei dickeren Schnitten, wo diese Linien auffallender sind, auf die eingestellte Ebene überhaupt, steht; bei schräger oder mit der Einstellungsebene paralleler Lage können die Septen leicht verkannt werden. Es ist auch für die Connective sehr charakteristisch, dass die longitudinalen Durchschnitte der Gliasepten, so wie der Scheiden der einzelnen Nervenfasern (in Fig. 3 rechts unten die Scheide von *pf II*) auch dann gerade Linien bilden, wenn das Connectiv stark contrahirt ist, und die leitenden Primitivfibrillen selbst den gewundensten Verlauf angenommen haben, wie in Fig. 3 Taf. 23 *pf I* und *pf II*. In etwas gestreckten Nerven sehen sie vollkommen wie mit dem Lineal gezogen aus. Andererseits verleihen die Gliabalken und Fibrillen dem tangentialen Längsschnitt des contrahirten Connectivs überhaupt und den Scheiden seiner einzelnen Nervenfasern (s. die in Fig. 3 unten rechts tangential getroffene Scheide der Primitivfibrille *pf II*) eine besonders bei schwächerer Vergrößerung, welche die feinere Verästelung der Gliafasern noch nicht erkennen lässt, ziemlich regelmäßige Querstreifung. Diese Querstreifung geht im gestreckten Connectiv ebenso, wie im gedehnten peripherischen Nerv, in eine doppelte schräge Streifung über (s. Fig. 1 Taf. 23 und Fig. 7 Taf. 24, wo die Gliafasern allerdings bloß stellenweise eingezeichnet und nirgends so genau wie in Fig. 3 Taf. 23 verfolgt sind)[1].

Im Querschnittbilde des contrahirten Connectivs, wie es Fig. 4 Taf. 23 darstellt, sind die Scheiden der einzelnen Nervenfasern keineswegs so deutlich zu sehen, wie im Querschnitt des wenn auch noch so contrahirten, peripherischen Nerven. Natürlich sind hier auch die leitenden Primitivfibrillen (schwarz gezeichnet, wie im Präparat), welche bald punkt-, bald komma-, bald schlingenförmig oder auch anderswie erscheinen können, nur dann zu entziffern, wenn sie von den Gliafibrillen färberisch sehr stark differenzirt sind. Solche Bilder machen es verständlich, wie Rohde durch seine undifferenzirten Präparate zur Annahme seines Nerven-

[1] Außerdem sind sie in der Lithographie viel verschwommener herausgekommen, als sie in die Originalzeichnung eingetragen waren und in den Präparaten sichtbar sind.

spongioplasmas und zur Leugnung der Existenz meiner leitenden Primitivfibrillen geführt wurde. Er konnte ja nichts Anderes als ein Filzwerk von einzelnen Fibrillen, die auch die Gliabalken zusammensetzen, sehen.

Dagegen fallen im Querschnittbilde des gedehnten Connectivs, wie es Fig. 2 Taf. 23 darstellt, wenigstens die Scheiden der motorischen Nerven, hier am allerhäufigsten mit einer, axialen, Primitivfibrille, sofort auf. Sie erscheinen sogar bei weniger starker Färbung als scharf gezeichnete Kreise. Das Centrum des Kreises bildet das bei starker (wenn auch nicht überphysiologischer) Dehnung und verticaler Schnittrichtung stets punktförmige (in meinen Goldchloridschnitten ebenso wie in meinen Hämateïntinctionen natürlich ganz schwarze) Querschnittbild der motorischen Primitivfibrille, umgeben von ihrem kaum etwas myelinhaltigen, daher sehr blassen perifibrillären Mantel, welcher den ganzen Raum innerhalb des Kreises ausfüllt. Die im gedehnten Connectiv stets sehr scharfe Begrenzung dieses Mantels bedingt übrigens die Sichtbarkeit von kleinen Kreisen mit einem Punkt im Centrum im Querschnittbild des Connectivs auch dann, wenn einerseits die Gliascheide nicht differenzirt und andererseits die Primitivfibrille auch nur minimal gefärbt ist. Nansen hat aber das Querschnittbild der Primitivfibrille dennoch nicht bemerkt, oder, da er es nicht zu deuten vermochte, unberücksichtigt gelassen, und so wurde er wahrscheinlich in erster Linie durch ähnliche Bilder, die sich bei den verschiedensten Wirbellosen finden, zur Annahme seiner Primitivtuben verleitet und darin durch entsprechende Längsschnittbilder, wo er die leitenden Primitivfibrillen erst recht nicht bemerken konnte, nur bestärkt.

In Fig. 2 Taf. 23 ist bloß die Mitte der Zeichnung ausgeführt: ein größeres Bündel von Nervenfasern, welches durch das von der äußeren Umhüllung des Connectivs, von der Neurilemmscheide her eingedrungene Bindegewebe von den anderen, hier bloß angedeuteten Bündeln von Nervenfasern getrennt ist. In diese Partie wurde aufs Genaueste alles mit dem Abbe'schen Zeichenapparat bei einer 1060fachen, durch die besten Linsen erzielten Vergrößerung eingetragen, was nur entziffert werden konnte[1]. Die unregelmäßigen Gruppen von kleineren Punkten sind Querschnitte von sensorischen Bündeln, welche im Connectiv bei Weitem nicht so scharf begrenzt

[1] Mehrere feinere Details der Zeichnung konnte der Lithograph leider nicht wiedergeben.

sind, wie in den peripherischen Nerven, wo wir sie gleich genauer kennen lernen werden. Die Balken, welche sich überall zwischen die Nervenfasern hineinschieben, sind die Gliafasern, deren charakteristische Anordnung im Connectiv besser in einem vom Ganglion weiter entfernten Schnitt zu sehen ist.

Außerordentlich lehrreich ist es, eine bestimmte Stelle des Connectivs, welches nahezu bis zum physiologischen Maximum gedehnt ist, in einer lückenlosen Querschnittreihe in verschiedenen Höhen mit dem Zeichenapparat ganz genau abzubilden und dann die verschiedenen, möglichst zahlreichen Bilder mit einander zu vergleichen. Ich sage nicht, dass es eine leichte und angenehme Arbeit ist, sie lohnt sich aber. Man sieht, dass die in den Goldchloridschnitten blass bräunlich-kirschrothen oder fleischfarbigen (incarnatus SACCARDO) Kreise, welche wir für die Grenzlinien der motorischen Nervenfasern erklärt haben, und der schwarze Punkt in ihrem Centrum, welchen wir als das Querschnittbild der starken motorischen Primitivfibrille erkannt hatten, sich in den verschiedenen Schnitten, gelegentlich einer Strecke von mehreren Millimetern entsprechend, in derselben Lage unverändert wiederholen; oder aber man sieht bei sorgfältigem Durchsehen der Schnitte und Vergleichen der benachbarten, dass an der Stelle des einen Punktes auf einmal zwei auftreten; in den folgenden Schnitten entfernen sich diese etwas von einander, und dann schiebt sich bald eine Scheidewand zwischen beide, und es entstehen zwei nunmehr ganz getrennte Kreise, jeder mit dem schwarzen Punkt im Centrum. Diese neuen Kreise können sich allmählich auch weiter von einander entfernen: die Nervenfaser hat sich eben in zwei getheilt. Umgekehrt kann man ebenso auch die Vereinigung von zwei getrennten Nervenfasern verfolgen. Alles das ist natürlich an solchen Bildern, wie Fig. 4 Taf. 23, wenn das Connectiv nicht stark gedehnt, oder gar im Gegentheil stark contrahirt war, nicht möglich.

Der Querschnitt, von dem Fig. 4 Taf. 23 einen Theil darstellt, ist vom Ganglion weiter entfernt, als bei Fig. 2; hier ist das umhüllende Bindegewebe des Connectivs noch nicht zwischen die Bündel von Nervenfasern innerhalb des Connectivs je einer Seite eingedrungen, und hier wäre bei geringerer Contraction auch die für den Querschnitt charakteristische Anordnung der Gliabalken besser zu sehen: radiäre Balken begrenzen keilförmige Felder, welche durch Seitenäste der Balken in kleinere, und diese durch weitere Verästelung der Seitenäste in noch kleinere, hier unregelmäßig geformte Felder getheilt werden. Um jedoch diese Verhältnisse noch

klarer zu sehen, muss man den Querschnitt eines gedehnten Connectivs von einem Mittelkörpersomit, und zwar etwa von der Mitte zwischen dem Ganglion und dem Connectivkern untersuchen[1]. Hier ist der Querschnitt eines jeden Connectivs in der Regel beinahe kreisrund. Die stärksten Gliabalken, die Septen erster Ordnung, reichen bis oder nahezu bis zum Centrum und zerlegen das Connectiv in eine geringere Anzahl vorwiegend keilförmiger Abtheilungen, die mit der Spitze des Keils meist gegen das Centrum gerichtet sind. In der Regel (nicht immer) sind die Septen erster Ordnung auch die dicksten. Die Septen zweiter Ordnung sind Gliabalken, welche ebenfalls an der Peripherie des Connectivs beginnen und sich ebenfalls gegen das Centrum richten, dieses aber nicht mehr erreichen, sondern direct oder indirect, mit den dünneren Fasern, in die sie sich spalten, an die Septen erster Ordnung stoßen. Die Abtheilungen, in welche sie die Keile weiter zerlegen, sind keil- oder keulenförmig, mit dem verjüngten Ende bald gegen das Centrum, bald gegen die Peripherie gerichtet. Noch kürzere Balken, welche indessen noch immer an der Peripherie anfangen und nicht Äste der anderen sind, nenne ich Septen dritter Ordnung. Nun spalten sich sämmtliche Septen sowohl an der Peripherie als auch an ihrem centralen Ende in zwei oder mehrere Schenkel und geben dabei auch mehrere Seitenäste ab, durch welche sie mit den benachbarten in mannigfaltiger Weise verbunden sind und mit welchen sie die einzelnen Nervenfasern in der geschilderten Weise umringen.

Nähern wir uns in der Querschnittreihe dem Connectivkern[2], den ich, als seit jeher bekannten Bestandtheil der Connective, vorläufig nur so nennen will, so ändert sich allmählich das Bild. Die radiären Balken reichen nicht mehr bis zum Centrum des Connectiv-

---

[1] Ich muss zwar, wie gesagt, eine gewisse Kenntnis der Anatomie der in diesem Aufsatz behandelten Objecte, so die der Hirudineen, beim Leser voraussetzen, dennoch will ich hier kurz erwähnen, dass der zwischen zwei Ganglien befindliche Theil des Bauchstranges aus dem linken und rechten Connectiv (*Cor* und *Col* in Fig. 2 und 4 Taf. 23) und dem median, zwischen den beiden gelegenen Faivre'schen Nerven (*nF* in Fig. 2 Taf. 23) zusammengesetzt ist, welche eine gemeinsame bindegewebige Hülle zusammenhält. Bei den Gnathobdelliden liegt der Faivre'sche Nerv ventral, bei den Rhynchobdelliden dorsal im Medianfelde zwischen den Connectiven. Der ganze Bauchstrang ist bei den Gnathobdelliden in den Bauchsinus eingeschlossen.

[2] Bei den Clepsiniden finden wir in jedem Connectiv zwischen zwei Ganglien nicht nur einen, sondern zwei Connectivkerne, welche meist ungefähr so weit von einander, wie vom betreffenden näheren Ganglion entfernt sind.

querschnittes, sondern bloß bis zum protoplasmatischen Hof, welcher den Connectivkern umgiebt. Dieser protoplasmatische Hof zieht sich nämlich caudad und rostrad vom Connectivkern spindelförmig in die Länge und bildet so die protoplasmatische Achse, die Medullarsubstanz, des Connectivs, welche indessen bloß bis auf eine gewisse (bei verschiedenen Arten der Hirudineen verschieden große und auch bei *Hirudo* selbst nicht immer gleiche) Entfernung vom Connectivkern reicht. Das im mikroskopischen Bild nach den meisten Fixirungen (so Sublimat, Sublimatalkohol, Sublimatessigsäure, Pikrinsäure, Alkohol absolutus, Chromosmiumessigsäure, HERMANN'sche Flüssigkeit etc.) blasig-wabig erscheinende Protoplasma der Medullarsubstanz ist von dem im Querschnitt ebenfalls ein Wabenwerk darstellenden Gliagerüst sehr leicht färberisch zu differenziren. Ist aber eine solche Differenzirung dennoch nicht erfolgt, und demnach das mikroskopische Bild der feinsten Gliafasern von dem der Wabendurchschnitte des Medullarplasmas nur wenig verschieden, so kann es den Anschein haben, als ob das ganze im Connectivquerschnitt in dieser Höhe sichtbare Netzwerk aus einer und derselben Substanz, einem einheitlichen Spongioplasma, dem Nervenspongioplasma ROHDE's, bestünde. Längsschnittbilder des nicht gestreckten Connectivs können natürlich viel weniger leicht zu einem solchen Irrthum führen, da ja in diesen die Gliafasern nicht netzförmig angeordnet sind, wogegen das Medullarplasma ganz dasselbe Aussehen wie im Querschnitt hat. Im Längsschnitt des gestreckten Connectivs, wo sich die feineren Gliafasern kreuzen, ist eine Verwechslung mit den Wabenwänden des Medullarplasmas wieder leichter.

Bis in die Nähe der Ganglien sind die Bündel der im Connectiv zusammengefassten Nervenfasern von einander bloß durch die Gliabalken getrennt. Ein Eindringen des Bindegewebes der Neurilemmscheide zwischen sie ist auch im Querschnittbilde nicht nachweisbar. Das Connectiv stellt also hier einen noch compacteren Nerv als die queren Nervenstämme, in welchen ja das Bindegewebe zwischen die Nervenfasern hineindringen kann, dar.

Die Neurilemmscheide der aus dem Bauchganglion (oder aus den Ganglien, die zu dem Schlundringe vereinigt sind) austretenden queren Nervenstämme geht auf das Ganglion ganz unmittelbar, ohne jede Unterbrechung oder Einschnürung, über und bildet einen einheitlichen bindegewebigen Überzug des Ganglions (s. Fig. 1 Taf. 26, *bg* [*nsche*]). Dieser bindegewebigen Schicht ist es zuzuschreiben, dass das Bauchganglion der Hirudiniden ein sich der Kugelform

mehr oder weniger näherndes Ellipsoid mit ganz glatter Oberfläche bildet. Sie zeigt nämlich keine Einschnürungen, die den Ganglienzellenpacketen entsprechen würden. Indessen sendet sie von ihrer inneren Fläche Fortsätze zwischen die Ganglienzellenpackete, welche sich zum Theil auch zwischen die Ganglienzellenpackete und die centrale Fasermasse schieben, ja sogar an bestimmten Stellen auch in letztere eindringen. Sie legt sich überall eng an die Gliamembran, die Tunica propria des Ganglienzellenpackets an, und da die Gliamembran äußerst dünn ist, so bedarf es einer sehr scharfen Differenzirung und einer auf die Tangentialebene der Oberfläche des Ganglienzellenpackets verticalen Schnittebene, um unterscheiden zu können, wo die gemeinsame Neurilemmhülle des Ganglions aufhört und die Tunica propria des Ganglienzellenpackets anfängt. An Schnitten, welche die Ganglienzellenpackete tangential treffen, ist die Unterscheidung schier unmöglich.

Die Neurilemmhülle des Ganglions ist natürlich auch so beschaffen, wie die Neurilemmscheide der Nervenstämme. In ihr ist indessen die concentrische Schichtung vielleicht etwas deutlicher. Bindegewebszellen befinden sich in ihr in größerer Anzahl und sind auch selbst etwas größer. Meist sind sie pluripolar, sternförmig, mit sehr langen und scharf gezeichneten Fortsätzen. Da liegen in der Medianebene dorsal zwei oft bandartig abgeplattete größere Muskelfasern (gelegentlich in die Längsfurche zwischen den Hälften der centralen Fasermasse eingesenkt) und außerdem die Äste von Muskelfasern eingebettet, welche einerseits die Muskeln der Nervenstämme, sich beim Übergang der Neurilemmscheide auf das Ganglion verzweigend, andererseits die Muskelfasern der Connective dem Ganglion zusenden. Endlich ist auch die Dicke der Neurilemmhülle der Ganglien und der Nervenstämme ungefähr dieselbe, und das bleibt sie auch nach dem Übergang auf die Connective, wo sie die gemeinsame bindegewebige Scheide der zwei Connective und des Faivre'schen Nerven bildet. Am leichtesten überzeugt man sich davon an den aus dem Perineuralsinus (dem großen Bauchsinus) sammt den Nervenstämmen herauspräparirten Ganglien, welche man mit Methylenblau-Ammoniumpikrat tingirt (den Charakter der Tinction des Präparates soll Fig. 1 Taf. 26 genau wiedergeben) und etwas abgeplattet einschließt. Befinden sich aber Nervenstamm und Connectiv in verschiedenem Dehnungszustande, so können natürlich auch ihre Neurilemmscheiden nicht gleich dick erscheinen.

Die Neurilemmhülle des Ganglions geht auch in die gemeinsame

Neurilemmscheide der Connective ganz unmittelbar, ohne Unterbrechung oder Einschnürung, über. Diese besitzt ebenfalls eine glatte Oberfläche ohne Andeutung der Connective und des FAIVRE-schen Nerven etwa durch zwischen sie eingesenkte Längsfurchen. Dagegen schiebt sie sich nach innen zwischen die beiden Connective und den FAIVRE'schen Nerv und trennt diese von einander. Sie unterscheidet sich von der Neurilemmscheide der Nervenstämme nur darin, dass man in ihr im Querschnitt eine größere Anzahl von Muskelfaserquerschnitten gleichzeitig antrifft. Letztere entsprechen nicht bloß mehreren Ästen einer Muskelzelle, sondern gehören mehreren solchen an. Sie sind, in nicht constanter Lage, um die Connective herum auf allen Seiten vorhanden, also auch zwischen beiden Connectiven, bilden aber stets nur eine Schicht. Mehr oder weniger abgeplattet und, parallel der Längsachse der Connective, sehr lang gezogen, verästeln sie sich an beiden Enden, besonders in der Nähe des Ganglions, auf welches die Äste, wie erwähnt, übergehen. Im Schlundring und im Scheibenganglion, die als eine Gruppe von 6, beziehungsweise 7, den Bauchganglien gleichwerthigen, eng zusammengerückten Ganglien aufzufassen sind, sind die Connectivmuskeln, da hier die Connective sehr kurz bleiben, oft geradezu sternförmig, so dass auch sie von RETZIUS für Ganglienzellen gehalten wurden (s. w. u. pag. 591).

Auch das haben wir schon erwähnt, dass das Bindegewebe der gemeinsamen Neurilemmscheide in der Regel erst in der Nähe des Ganglions, in wechselnder Entfernung davon, anfängt, sich auch in die Connective selbst hineinzuschieben und diese dadurch allmählich in immer mehrere Äste zu spalten, welche dann gegen das Ganglion zu sogar etwas divergiren. Dieses Verhalten ist besonders für die gnathobdelliden Hirudineen charakteristisch; bei den Rhynchobdelliden unterbleibt das Eindringen des Bindegewebes oder beginnt erst hart am Ganglion, wo die im Connectiv vereinigten Nervenfasern schon in die centrale Fasermasse aus einander strahlen.

Die in Fig. 2 Taf. 23 genau eingezeichnete Gruppe von Nervenfasern, welche wir schon besprochen haben, wurde in dieser Weise von den übrigen getrennt. Auf den folgenden, dem Ganglion näheren Schnitten der Serie sieht man, wie sie durch weitere, von außen her eindringende bindegewebige Septen erst in zwei, dann in drei und in der Höhe, wo zuerst vom Schnitte Ganglienzellen getroffen sind, aber die eigentliche centrale Fasermasse noch nicht anfängt, etwa 100 μ weit vom Schnitt der Fig. 2, schon in 5 Gruppen von Nervenfasern getheilt erscheint. Die Theilung geht in diesem Falle

noch weiter, und zwar bis alle Nervenfasern der Gruppen von einander getrennt sind. Dann folgt eventuell die centrale Verästelung der einzelnen Nervenfasern selbst; bei ihrer Spaltung spielt aber das Bindegewebe keine Rolle mehr. Manche Fibrillen des Bindegewebes dringen indessen noch weiter, mehr oder weniger tief in die centrale Fasermasse ein und stehen mit den Fibrillen, welche in querer Richtung von der zwischen die centrale Fasermasse und die Ganglienzellenpackete eingeschobenen Bindesubstanz eindringen, in Verbindung.

Hier in der centralen Fasermasse muss man also viererlei Substanzen aus einander zu halten wissen: Bindegewebsfibrillen (Collagenfibrillen), Gliafibrillen, Neurofibrillen, Peri- oder Interfibrillärsubstanz. Zu diesen gesellt sich möglicherweise noch die faserig coagulirte interstitielle Grundgallerte und an zwei Stellen das Wabenwerk des Zellkörpers derjenigen zwei großen Sternzellen (s. weiter unten), die sich von der Bauchfläche her in die centrale Fasermasse eindrücken. Weiter, gegen die Mitte der letzteren, treten die Bindegewebsfibrillen immer mehr zurück und machen einem reinen Glia- und Neurofibrillengespinnste Platz.

Wenn wir dem Mitgetheilten noch hinzusetzen, dass die Endothelmembran, welche die innere Wand des Perineuralsinus bildet, sich der Neurilemmscheide am Connectiv und Ganglion noch fester, als an den Nervenstämmen anschließt, nicht abpräparirbar, aber an genau queren Schnitten sehr deutlich sichtbar ist, in den Goldchloridschnitten einen rosarothen scharf gezeichneten Saum von etwa 1 μ Dicke, mit hier noch leichter nachweisbaren Kernen, bildet, so haben wir alles Wesentliche in Betreff der Stütz- und Hüllsubstanzen des Nervensystems bei Hirudiniden erwähnt.

c. Die mikrotechnische Differenzirung der Neurofibrillen, der Gliafibrillen und der (bindegewebigen) Collagenfibrillen.

Zwei sich hier aufdrängende Fragen erwarten indessen noch eine Antwort, bevor wir zur Analyse des Leitenden im Nervenstamm, von welchem wir ausgegangen sind, zurückkehren.

Die erste Frage ist: wo befinden sich bei Hirudineen die Zellen und wie sehen sie aus, welche die charakteristische Stützsubstanz des Nervensystems, die Glia produciren? Diese Frage hängt bei Hirudineen eng mit derselben Frage in Betreff der Nervenzellen zusammen, und desshalb will ich sie erst dann beantworten, wenn ich mich mit den Nervenzellen selbst beschäftigen werde. Dazu müssen

wir aber erst mit dem wesentlichsten Producte der Nervenzellen, mit den leitenden Primitivfibrillen ganz ins Reine kommen.

Die zweite Frage ist: wie kann man die verschiedenen geschilderten Bestandtheile des Nervensystems mikrotechnisch differenziren, damit sie im mikroskopischen Bild bei ihren complicirten Beziehungen zu einander aus einander zu halten seien? Berührt haben wir diese Frage bereits wiederholt.

Am wichtigsten ist natürlich, sie bei jenen drei Tinctionen unterscheiden zu können, welche die leitenden Primitivfibrillen specifisch gefärbt hervorzuheben im Stande sind: also bei der Methylenblaufärbung, bei der Hämateïntinction und der Goldchloridbehandlung der Schnitte (Nachvergoldung). Von der letzteren wurde schon mitgetheilt, dass, wenn bei einer vollkommen gelungenen Reaction die leitenden Primitivfibrillen eine sehr dunkle schwarzviolette Färbung (atroviolaceus Saccardo, sehr gesättigt) angenommen haben oder geradezu tiefschwarz geworden sind, die Gliafasern hell (diluirt) bräunlich, kirschroth oder fleischfarbig (incarnatus Saccardo, aber etwas weniger gelb, als die Farbenprobe bei Saccardo) erscheinen. Ihnen gegenüber zeichnen sich die Fibrillen des Neurilemms ebenso wie die des übrigen Bindegewebes und die leimgebende Substanz überhaupt durch einen mehr violetten, grelleren Ton aus; starke bindegewebige Fibrillen sind von rein kirschrother Farbe (purpureus Saccardo, mit etwas mehr violett als die Farbenprobe). Außerdem haben die leimgebenden Substanzen eine große Neigung, das Gold in Form außerordentlich feiner, mehr oder weniger dicht eingelagerter (nicht aufliegender) Körnchen zu binden, wodurch sie eine stahlblaue Farbe erhalten, während die Gliafibrillen und die leitenden Primitivfibrillen noch eine reine Tinction zeigen. Indessen ist die Farbendifferenz der Gliafibrillen und der leimgebenden Fibrillen bei der Goldchloridtinction nicht so groß, wie bei mehreren anderen Methoden, so dass man bei der Unterscheidung stets auch das Morphologische berücksichtigen muss.

Viel leichter ist die Unterscheidung in meinen Methylenblau-Ammoniumpikrat-Tinctionen. Vom Methylenblau erhalten die Gliafibrillen gar keine Färbung; nur das Somatoplasma der Gliazellen (s. w. u.) kann davon tingirt werden. (Nicht selten wird es von einem feinen, grünlichblauen Pulver imprägnirt.) Um so schöner tingiren sich sehr oft die Bindegewebszellen der Neurilemmhülle, und zwar sowohl ihr Zellkörper, als auch ihre Fortsätze, welche dann, trotzdem sie außerordentlich dünn sind, sehr scharf gezeichnet und

leicht verfolgbar sind. Dagegen behält das Neurilemma-Bindegewebe von der gelben Färbung des Ammoniumpikrats gar nichts, während die Gliafibrillen intensiv pikringelb werden (wie die gesättigte wässrige Lösung der Pikrinsäure). Leider kann in diesen Präparaten von einer Untersuchung der Anordnung der Gliafibrillen keine Rede sein, da in Folge des körnig geronnenen Myelins die gesammte Inter- und Perifibrillärsubstanz überall ebenfalls intensiv gelb wird und die Gliafibrillen verdeckt[1].

Auch meine Hämateïntinctionen müssen natürlich für unsere Zwecke als um so gelungener bezeichnet werden, je stärker die leitenden Primitivfibrillen, welche, wie gesagt, beinahe ganz schwarz sein können, gefärbt sind, und je weniger Farbe die übrigen Gewebe behalten. In diesen Fällen erscheint das Neurilemmgewebe ganz farblos, höchstens etwas gelblich, mit reiner Kernfärbung, das Gliagewebe dagegen graublau, ziemlich hell, die Inter- und Perifibrillärsubstanz farblos. Mit meiner Hämateïnlösung I.A kann aber durch lange Einwirkung und weniger Auswaschen das Gliagewebe auch eine sehr intensive cobaltblaue Färbung annehmen, wobei das Neurilemmgewebe, viel weniger gefärbt, violett oder lila aussieht.

Noch viel auffälliger ist aber der Unterschied zwischen Glia und Neurilemm bei der von mir bereits vor sieben Jahren vorgeschlagenen[2] Doppelfärbung des Nervensystems mit Hämatoxylin-Kalibichromicum (nach mir) und stark verdünnter, mit etwas Alkohol versetzter Böhmer'scher Hämateïnlösung. Die Gliafibrillen werden dadurch je nachdem umbrabraun (umbrinus Saccardo) oder schiefergrau (ardesiacus Sac.) mit einem Stich ins Stahlblaue, die Bindegewebsfibrillen, wie die leimgebende Substanz überhaupt, lilafarbig oder blaubraun (lividus Sac.), Peri- und Interfibrillärsubstanz aber bleiben, wie die leitenden Primitivfibrillen, ungefärbt.

Nicht weniger auffällig, bei vollkommen gelungener Reaction sogar noch auffälliger, ist der Unterschied in Folge einer dreifachen (eigentlich dem Effecte nach vielfachen, polychromen) Färbung mit meiner Hämateïnlösung I, Rubin und Ammoniumpikrat: Gliafibrillen bei *Hirudo* orange bis scharlachfarben, Neurilemm hell fuchsinroth,

[1] Mit der Zeit (in meinen Präparaten, die in Gummisyrup eingeschlossen sind, haben nach 4—5 Jahren erst die Connective und die Nervenstämme ihre Farbe verändert) geht dieses Pikringelb in eine Farbe über, welche schmutzig braungelb genannt werden könnte und der Farbenprobe bei Saccardo entspricht, welche melleus heißt, wenngleich Honig und Bernstein, die angegebenen Beispiele, wohl anders aussehen.

[2] Mikrotechnische Mittheilungen. in: Zeit. Wiss. Mikr. 6. Bd. 1889. pag. 171.

Inter- und Perifibrillärsubstanz an sich farblos, indessen das Myelin pikringelb, aber auch nicht selten der ganze Inhalt der Nervenfasern dottergelb.

Endlich kann ich hier noch erwähnen, dass die verschiedenen Macerirungsmedien, die die leimgebenden Substanzen lösen, so 20%ige Salpetersäure, die Gliafibrillen nicht angreifen, wogegen sie das Neurilemm vollständig, bis auf seine Zellen, auflösen. Desshalb ist es unmöglich, die im Connectiv vereinigten Nervenfasern von einander loszupräpariren, während dieses bei den peripherischen Nerven der Gnathobdelliden sehr leicht gelingt.

Ich kann nicht umhin, darauf aufmerksam zu machen, dass das vom Connectiv der Hirudineen eben entworfene Bild in manchen Punkten verschieden ist von dem, welches ich von *Pontobdella* früher einmal, im citirten Artikel über contractile und leitende Primitivfibrillen, in Wort und Zeichnung gegeben habe. Die dortige Fig. 10 stellt den Querschnitt des in gewöhnlicher Weise frisch vergoldeten Connectivs von *Pontobdella* in der Höhe des Connectivkernes dar. Die Glia ist in jenen Präparaten ganz ungefärbt, dagegen ist die Inter- und Perifibrillärsubstanz ziemlich stark gefärbt, ebenso die leitenden Primitivfibrillen, jedoch kaum von den ersteren differenzirt. Demnach erscheinen die durch die Gliasepten erster und zweiter Ordnung von einander getrennten Gruppen von Nervenfasern, welche als aus leitender Substanz bestehende radiäre Leisten auftreten und von mir so bezeichnet wurden, in der Weise, als ob sie durch Spalten von einander getrennt wären. Und das ist zum Theil auch in der That der Fall, denn die keil- oder keulenförmigen Gruppen von Nervenfasern nehmen bei der zur Einbettung nothwendigen Härtung nach Vorvergoldung (s. im 3. Abschnitt) etwas mehr an Volum ab als ihre Umgebung. Jene Interseptalspalten werden also bloß zum Theil von Gliabalken eingenommen, welche übrigens bei *Pontobdella* auch sonst spärlicher als bei *Hirudo* und *Aulastoma* entwickelt sind. Ebenso wie Fig. 10 muss ich auch Fig. 11 heute noch als vollkommen genau, das Präparat ganz getreu wiedergebend bezeichnen. Letzteres ist in der erwähnten Weise doppelt gefärbt, mit ungefärbten leitenden Primitivfibrillen, die man indessen in Folge ihrer eigenthümlichen Lichtbrechung doch erkennen kann. Die Gliabalken sind sehr dünn, daher die von ihnen gebildeten Septen so schmal. Es wurden dort bloß virtuelle Interseptalspalten angenommen, da in der That keine sichtbar und auch nicht gezeichnet sind. Es thut mir leid, dass ich entsprechende Connectivquerschnitte von *Hirudo* und

Aulastoma wegen der so schon großen Zahl meiner Figuren dieser Arbeit nicht beigeben kann. Die vorausgegangene Schilderung, unterstützt durch Fig. 1—4 Taf. 23 und Fig. 7 Taf. 24, wird übrigens dem Leser vielleicht genügen, um sich einen Begriff von diesen Verhältnissen zu verschaffen.

Obige eingehende Beschreibung der Stütz- und Hüllgewebe des Nervensystems von *Hirudo* habe ich aber in dieser Arbeit desshalb für nothwendig gehalten, damit der Leser an einem concreten Falle sieht, wie deutlich bei meinen Objecten und in meinen Präparaten das eigentlich Leitende von den verschiedenen anderen Gewebselementen, mit welchen es sich in den leitenden Bahnen von Peripherie und Centrum vereinigt, zu unterscheiden ist. Wie ganz und gar es unmöglich ist, dass etwas Anderes als das, was ich dafür halte, das Leitende im Organismus sei, wird aus dem Weiteren, glaube ich, noch klarer werden.

Und damit wollen wir den uns entglittenen Faden in Betreff der Vergleichung der Nervenstämme von *Hirudo* und der Wirbelthiere wieder aufnehmen!

d. Vergleich der Nervenstämme von *Hirudo* mit denen von *Lophius*. Sensorische Schläuche und Bündel.

Einen solchen Übergang der Schwann'schen Scheide in das Stützgewebe, das Geflecht der Gliafasern des Centralnervensystems, wie wir ihn an der Gliascheide der Nervenfasern von *Hirudo* sahen, kann ich bei den von mir untersuchten Wirbelthieren (*Lophius*, *Triton*, *Rana*, *Lepus*, *Bos*) nirgends nachweisen. In den motorischen Wurzeln von *Lophius* tritt die Schwann'sche Scheide von verschiedenen Gruppen der Nervenfasern in verschiedener Entfernung vom Rückenmark, aber stets außerhalb der äußeren (bindegewebigen) Hülle derselben auf. Bis dorthin wird der Achsencylinder mit seinem Myelinmantel, wie beim Kalb, von einer äußerst dünnen Umhüllung begleitet, welche aus einem Geflecht derselben Gliafibrillen besteht, die das Grundgewebe der weißen Substanz des Rückenmarks bilden und bloß den Raum für die Nervenfasern (und für die Gliazellen) frei lassen. Sonst ist die Übereinstimmung der einzelnen Bestandtheile des motorischen Nerven bei *Lophius* und *Hirudo*, wie der Vergleich von Fig. 5 Taf. 27 mit Fig. 7 und 10 Taf. 23 und Fig. 5 Taf. 24 lehrt, vollkommen, und würden sich die dicken Primitivfibrillen des gemischten Nervenstammes von *Hirudo* mit ihren Hüllen alle in einem besonderen Nervenstamm, wie etwa der Nerv

in Fig. 10 Taf. 23, aber größer, vereinigen, so würde dieser keinen wesentlichen Unterschied gegenüber der motorischen Wurzel von *Lophius* zeigen.

Sogar das Verhältnis des Durchmessers des Achsencylinders und der myelinhaltigen Hülle stimmt ziemlich überein. Der Achsencylinder von *Lophius* ist in der eingestellten Höhe (in einer größeren Entfernung vom Rückenmark ändern sich die Verhältnisse) $1^1/_2$ — 4 μ, durchschnittlich 3 μ dick, der Durchmesser der Markscheide 4—16 μ, durchschnittlich 12 μ; bei *Hirudo* sind diese Werthe, falls der Nerv etwas mehr gestreckt ist, und die Primitivfibrillen beinahe gerade verlaufen, in den herbeigezogenen Präparaten resp. $^1/_4$—$^2/_3$ μ, durchschnittlich $^1/_2$ μ, und 1—4 μ, durchschnittlich 2 μ. Die Kompaktheit des Achsencylinders, welcher im Präparat, nach dem Fig. 5 Taf. 27 gezeichnet, mit meiner Hämateïnlösung II ziemlich dunkel violett tingirt erscheint, ist hier kein Kunstproduct, sondern beruht auf einer sehr engen Lagerung der leitenden Primitivfibrillen, ebenso wie die große Dicke und Homogenität der in Rede stehenden gleichfalls axialen Primitivfibrillen von *Hirudo* auf einer sehr engen Vereinigung einer größeren Anzahl von Elementarfibrillen als in den anderen Arten von Primitivfibrillen enthalten sind.

Diese enge Vereinigung der Primitivfibrillen und die daraus resultirende Schwierigkeit oder (bei den meisten Methoden) Unmöglichkeit, die einzelnen Primitivfibrillen als solche zu erkennen, scheint bei den Wirbelthieren überhaupt charakteristisch für den motorischen Achsencylinderfortsatz der Ganglienzelle zu sein, welcher diese Beschaffenheit eine kürzere oder längere Strecke auch als Achsencylinder des motorischen Nerven behält. Weiter weichen seine Primitivfibrillen mehr aus einander und bilden ein loses Bündel, wie z. B. im Ischiadicus des Frosches nach Behandlung mit Osmiumtetraoxyd oder Hermann'scher Flüssigkeit, wo die einzelnen Primitivfibrillen in geeigneten Präparaten, von welchen einige in der zweiten Mittheilung abgebildet werden sollen, besonders nach langer Tinction in Hämateïnlösung I.A, als Individuen auf Strecken von mehreren hundert Mikren zu verfolgen sind. Die stärksten von ihnen haben eine Dicke von etwa $^1/_5$ μ, die dünnsten noch deutlich sichtbaren dürften kaum dicker als $^1/_{10}$ μ sein. Sie sind also nicht dünner, eher dicker, als die meisten Primitivfibrillen der zweiten und dritten Art bei *Hirudo*; es ist mir aber bis jetzt nicht gelungen, sie in derselben Schärfe (so dunkel in verhältnismäßig so hell gehaltener Umgebung) zu differenziren.

Bevor wir nun zur Besprechung der zweiten und dritten Art von Primitivfibrillen, besser der Primitivfibrillen der zweiten und dritten Art von Nervenfasern in den großen Nervenstämmen von *Hirudo* übergehen, müssen wir noch in Betreff dessen, wie die motorischen Primitivfibrillen in ihren Hüllen befestigt sind, Aufklärung suchen: flottiren sie frei in einer während des Lebens flüssigen Substanz, die uns im Präparat als die die Gliascheide der Nervenfaser ausfüllende Perifibrillärsubstanz erscheint, oder besitzt diese Substanz schon im Leben eine solche Consistenz, dass in ihr ein Hin- und Herrücken der Primitivfibrille der Länge nach unmöglich, und eine Streckung derselben bloß bei gleichzeitiger Dehnung der gesammten Nervenfaser möglich ist?

Bewegt sich die Primitivfibrille in ihrer Perifibrillärsubstanz frei, so muss mit einer Streckung der Primitivfibrille nicht unumgänglich auch die Dehnung des perifibrillären Mantels Hand in Hand gehen. Klebt aber der perifibrilläre Mantel der Primitivfibrille fest an, und muss demnach mit der Streckung der letzteren auch eine Dehnung des ersteren erfolgen, so ist damit eine entsprechende Dehnung auch der Gliascheide nur dann nothwendig verbunden, wenn der perifibrilläre Mantel auch mit dieser fest verklebt ist. Die Dehnung der Gliascheide kann endlich nicht unabhängig von der des ganzen Nerven, in welchem die betreffende motorische Nervenfaser verläuft, stattfinden, wenn sie mit dem interstitiellen Bindegewebe, welches von der Neurilemmscheide her zwischen die einzelnen Nervenfasern eindringt, irgend wie fest verbunden ist. Diese Verbindung kann bei *Hirudo* nur darin bestehen, dass die interstitielle Grundgallerte des Neurilemmbindegewebes, welche eine zähe Kittmasse bilden muss, sich der Gliascheide der Nervenfaser von außen fest anklebt, da wir ja weder ein Übertreten der Gliafasern der Scheide in ihre Umgebung, noch ein Eindringen der Bindegewebsfibrillen in die Scheide nachweisen konnten. (Bei den Rhynchobdelliden sind die Verhältnisse, wie erwähnt, etwas anders.)

Woran erkennt man aber, ob der ganze Nerv, die Gliascheide und der perifibrilläre Mantel gedehnt sind oder nicht? An der leitenden Primitivfibrille fällt es auf den ersten Blick auf, ob sie gestreckt ist, oder nicht: ist sie es, so besitzt sie einen schnurgeraden, ist sie es nicht, einen mehr oder weniger gewundenen Verlauf. Die Contourlinien des ganzen Nerven, der Gliascheide und des perifibrillären Mantels sind aber auch dann gerade, wenn sie stark contrahirt sind. Allerdings zeigen die Gliafibrillen in der contrahirten Scheide einen

queren, in der gestreckten dagegen, je nach dem Grade der Dehnung mehr oder weniger schrägen, gekreuzten Verlauf. Indessen ist dieses Verhalten bei der verhältnismäßig schwachen Färbung der Gliafibrillen gerade in den Präparaten, wo die leitenden Primitivfibrillen selbst am stärksten gefärbt sind, nicht so leicht zu constatiren. Es bleibt also nichts weiter übrig, als aus dem Dehnungszustande des ganzen Körpers in der Richtung des Verlaufes des Nerven auf den Dehnungszustand des letzteren zu schließen. Ist der Körper eines Blutegels langgestreckt fixirt, so erscheint es wahrscheinlich, dass ein longitudinal verlaufender Nerv dieses Körpers ebenfalls gedehnt ist. Doch muss man dabei den ganzen Verlauf des Nerven berücksichtigen, ob durch die Streckung des Körpers die Entfernung vom Ursprung des Nerven bis zum Orte seiner Endausbreitung in der That größer geworden ist. Es kann ja die longitudinale Strecke eines Nerven auch im gestreckten Blutegelkörper contrahirt sein, wenn der überwiegende Theil dieses Nerven transversal verläuft, somit in die verkleinerte Dimension des Körpers fällt. Dafür ist bei den Gnathobdelliden durch das Vorhandensein des Perineuralsinus, in welchem der Nerv hin- und hergleiten kann, gesorgt. Eine größere Sicherheit gewinnt man, wenn man sich gleich behandelte Schnittreihen von gleicher Richtung aus gestreckten und contrahirten, aber gleich großen Thieren verschafft und entsprechende Nerven in beiden vergleicht.

Je stärker man einen Nerven dehnt, um so dünner wird er natürlich caeteris paribus werden; ebenso: je mehr eine einzelne Nervenfaser gedehnt wird, einen um so geringeren Durchmesser erhält sie, die Gliascheide wird um so dünner und die perifibrilläre Zone um die leitende Primitivfibrille herum um so schmäler. Nun erscheinen in einem gedehnten Nerv sämmtliche darin vereinigte Nervenfasern in gleichem Grade gedehnt, auch diejenigen, welche sich nachher, entweder allein oder mit anderen zusammen, vom Stamm trennen und als Äste einen anderen Verlauf annehmen, in welchem sie nicht mehr gedehnt sind. Auch umgekehrt sieht man, dass aus einem contrahirten Nerv, in welchem sämmtliche Nervenfasern gleich contrahirt sind, einzelne Nervenfasern heraustreten und bei verändertem Verlauf stark gedehnt erscheinen können. Daraus folgt, dass die einzelne Nervenfaser unabhängig vom Nerv, in welchem sie eingeschlossen ist, weder gedehnt werden, noch sich contrahiren kann. Die Grundsubstanz der Neurilemmscheide kittet also die einzelnen Nervenfasern im Nerven fest.

Aber auch sämmtliche motorische Primitivfibrillen eines peripherischen Nerven befinden sich in ungefähr gleichem Zustande der Streckung: sie verlaufen gleich gewunden, wenn der Nerv contrahirt, und gleich gerade, wenn der Nerv gedehnt ist. Trennt sich nun eine motorische Nervenfaser von den übrigen und nimmt sie einen Verlauf an, bei welchem sich ihre Scheide contrahiren kann, so setzt in ihr die Primitivfibrille, welche früher gerade war, ihren Weg geschlängelt fort, um vielleicht nach einer Weile, nachdem die Nervenfaser wieder eine der früheren parallele Richtung angenommen hat, gerade gestreckt weiter zu gehen. Der Perineuralsinus geht nämlich auf die einzelne oder in Gesellschaft von ein, zwei anderen abgezweigte motorische Nervenfaser nicht über, und so ist die Scheide von diesen mit der Grundsubstanz des interstitiellen Bindegewebes des Körpers direct verklebt. Und eine Scheide — ob es nun noch immer die Gliascheide oder, nachdem diese allmählich aufgehört hat, bloß eine erhärtete und differenzirte Grenzschicht der Grundsubstanz des interstitiellen Bindegewebes ist, ist nicht leicht zu entscheiden — begleitet die motorische Primitivfibrille bei *Hirudo* bis zur Muskelfaser; nur in der Mitteldarmwand verliert sich die Scheide auch bei *Hirudo* schon viel eher, und die motorische Primitivfibrille bleibt bloß vom perifibrillären, myelinhaltigen Mantel umhüllt, so wie eine einzelne sensorische Primitivfibrille stets ohne Gliascheide, nur von Perifibrillärsubstanz umhüllt, ihre betreffende Sinneszelle erreicht oder sich zwischen die Epidermiszellen begiebt (s. w. u.). Allerdings kann die verdichtete Grenzschicht der umgebenden interstitiellen Grundgallerte gelegentlich auch die einzelne sensorische Primitivfibrille in Form einer sehr dünnen Scheide z. B. an die subepidermale Sinneszelle begleiten (s. Taf. 31 Fig. 9 *gm*).

Die passive Dehnung des Nerven, verursacht durch die größer gewordene Entfernung der Stelle des Körpers, für welche er bestimmt ist, hat also die Dehnung der einzelnen Nervenfasern, welche zum Nerv vereinigt sind, und die Dehnung der Scheide der Nervenfaser die Streckung der motorischen Primitivfibrille zur Folge. Dadurch erfahren wir aber noch immer nicht, wie sich der perifibrilläre Mantel zur Primitivfibrille verhält. Jedenfalls muss er aus einer sehr plastischen, wenn nicht flüssigen Substanz bestehen, denn weder bei der Dehnung, noch bei der Contraction der Nervenfaser ist weder zwischen Gliahülle und perifibrillärem Mantel, noch zwischen letzterem und der Primitivfibrille je irgend ein Hohlraum sichtbar. Eine Flüssigkeit, etwa eine syrupartige Masse, könnte ja diese

Substanz auch sein, und doch könnte, falls die Scheide, die sie enthält, bis zur Muskelfaser, wo die Primitivfibrille eindringt, reicht, der von der gedehnten Scheide auf diese Flüssigkeit ausgeübte seitliche Druck die Streckung der Primitivfibrille bewirken. Aber, wie gesagt, giebt es Fälle, ja bei den Rhynchobdelliden ist das überhaupt, und bei den Gnathobdelliden für die sensorischen Primitivfibrillen sogar die Regel, dass die Primitivfibrille von einem gewissen Punkte an bloß vom perifibrillären Mantel bekleidet wird; um also eine flüssige Beschaffenheit des letzteren annehmen zu können, müssten wir auch annehmen, dass die Grundsubstanz des interstitiellen Bindegewebes, die sich im Körper überall verbreitet und bei dieser Annahme ziemlich fest und elastisch sein muss, für jede Primitivfibrille mit ihrer flüssigen perifibrillären Substanz einen besonderen, schon während des Lebens präformirten Canal bildet. Jedenfalls muss sich die supponirte Perifibrillärflüssigkeit derjenigen Flüssigkeit (offenbar Wasser, vielleicht mit etwas gelöstem Eiweiß) gegenüber, welche die interstitielle Grundgallerte durchtränkt, wie Öl Wasser gegenüber verhalten. Der perifibrilläre Mantel zeigt nämlich nicht nur eine von der der Grundgallerte ganz verschiedene Reaction, so u. A. starke Tingirbarkeit mit Methylenblau und in den sensorischen Nerven auch mit Goldchlorid, Unlöslichkeit in 20 %iger Salpetersäure etc., sondern auch stets ganz scharfe Grenzlinien, ohne irgend welche Mischzone.

Ein präformirter Canal in der interstitiellen Grundgallerte für die Perifibrillärflüssigkeit würde auch den Widerspruch zwischen einer großen Plasticität und der damit verbundenen, scheinbaren Elasticität des perifibrillären Mantels aufheben. Letzterer weist nämlich selbst bei der Umhüllung einer ganz gestreckten Primitivfibrille keine geradere äußere Grenzlinie auf, als wenn er eine noch so wellige Primitivfibrille (Taf. 28 Fig. 10 u. 11) umgiebt, nur ist er im ersteren Fall viel dünner, als im letzteren. Dieses Verhalten scheint auf den ersten Blick auf eine gewisse Elasticität des perifibrillären Mantels zu deuten, welcher sich nach einer passiven Dehnung, wobei die nicht elastische Primitivfibrille bloß gerade gelegt wird, beim Aufhören der dehnenden Wirkung aktiv zusammenzieht und die Primitivfibrille spiralig zusammenschiebt. Ein so enges Anschließen der perifibrillären Substanz sowohl an die gerade gezogene als auch an die spiralig zusammengeschobene Primitivfibrille, wie wir es gesehen haben, würde aber eine große Plasticität trotz dieser ebenfalls großen Elasticität voraussetzen. Und darin scheint eben der Widerspruch zu liegen. Indessen genügt zum

Erklären dieser Erscheinung auch die Elasticität der interstitiellen Grundgallerte, und man braucht der perifibrillären Substanz, wenn sie nicht flüssig ist, bloß eine große Plasticität zuzuschreiben. Es ließe sich als Regel erwarten, dass sich die Grundgallerte gegen den perifibrillären Mantel in irgend einer Weise, in wenn auch noch so dünner Lage, zu einer Grenzschicht differenzirt hat, um so mehr, da gerade bei *Hirudo* sogar die allerfeinsten Lymphcapillaren (z. B. in der Subcuticularzone des Epithels der Haut, Taf. 29 Fig. 5 *lc* in *se*) eine scheinbare Wand, gebildet von der verdichteten Grenzschicht der Grundgallerte, aufzuweisen haben. Trotzdem also diese Wand in meinen Präparaten nach verschiedenen Methoden bei den Lymphcapillaren äußerst scharf hervortritt, kann ich eine solche, ausgenommen die bereits erwähnten Fälle bei den motorischen und sensorischen Primitivfibrillen und gewisse noch zu erwähnende specielle Fälle, um den perifibrillären Mantel nicht entdecken.

Alles zusammengefasst, kann ich heute weder für die flüssige, dann ölartige, noch für die feste, dann wachsartige, Beschaffenheit der Perifibrillärsubstanz irgend welche entscheidende Beweise bringen. Meine Präparate machen indessen auf mich den Eindruck, als ob an der Peripherie schon die Consistenz der Perifibrillärsubstanz genügen würde, um eine selbständige Streckung der Primitivfibrille ohne gleichzeitige Dehnung der Gliascheide oder der Grundgallerte unmöglich zu machen. Besonders gilt dies für die sensorischen Bahnen, in welchen die Inter- beziehungsweise Perifibrillärsubstanz bedeutend mehr Myelin, als in den motorischen Bahnen enthält.

In den Ganglien und in den Connectiven scheint dagegen die Streckung der Primitivfibrillen viel unabhängiger von der Dehnung der Gliascheide der betreffenden Nervenfaser vor sich zu gehen. Wenn man einen Blutegel narcotisirt, bis auf das physiologische Maximum dehnt, so feststeckt und dann durch einen paramedialen, longitudinalen Schnitt in die Bauchfläche einige quere Nervenstämme der einen Seite durchschneidet, das Thier in toto fixirt und eine frontale oder sagittale Serie aus den Somiten, wo die queren Nervenstämme durchschnitten waren, nach meiner Methode mit Goldchlorid färbt, so wird man im gedehnten Connectiv eine bedeutende Anzahl von ziemlich welligen Primitivfibrillen neben den schnurgeraden antreffen. Schneidet man dagegen bei einem stark vollgesogenen Thier, welches man in mäßiger Streckung feststeckt, die Connective quer durch, so wird man in den angrenzenden Somiten bloß in den großen Nervenstämmen stark wellige Primitivfibrillen neben den

gestreckten finden; je weiter man die peripherischen Verästelungen des Nervenstammes verfolgt, um so seltener findet man in den Nerven neben gestreckten auch wellige, schließlich sieht man in Nerven, die in der Dehnungsrichtung der Körperwand verlaufen, nur gerade Primitivfibrillen. Ähnliche Versuche habe ich bisher nur in ganz geringer Zahl gemacht und will auch aus ihnen noch keine definitiven Schlüsse ziehen. Mir genügt es diesmal, die Probleme aufgeworfen und die Wege zu ihrer Lösung angedeutet zu haben.

Die zweite Art von Primitivfibrillen, welche man im Querschnitt des besprochenen Nervenstammes (Fig. 7 Taf. 23 und Fig. 5 Taf. 24) unterscheidet, befindet sich gleichmäßig vertheilt im Lumen von drei großen Schläuchen (in keinem der vorderen Nervenstämme giebt es bei *Hirudo* und *Aulastoma* mehr als drei solche, *sschl a*, *b*, *c*), welche dicht neben einander mehr ventral (in der queren Strecke mehr rostrad) im Nerv gelagert sind[1]. Diese Primitivfibrillen sind dünn, meist $^1/_{10}$, aber viele auch $^1/_5$ μ, einzelne, aus Verschmelzung mehrerer Primitivfibrillen von der gewöhnlichen Dicke entstandene sogar $^1/_3$ μ dick. Solche kommen aber nicht in jedem Schlauch vor.

Auch die Interfibrillärsubstanz, in welcher sie, ziemlich lose, eingebettet sind, kann während des Lebens flüssig, aber wahrscheinlicher fest, jedoch gewiss nicht gallertig sein. Der Vergleich dieser Schläuche und ihres Inhaltes in physiologisch contrahirtem und gestrecktem Zustand (in jeder Schnittreihe kann man beide Zustände neben einander finden) lässt keine andere Annahme zu, als dass jene Substanz, wenn nicht flüssig, etwa wie Wachs weich und plastisch ist. Im Präparat ist sie (nach Sublimatfixirung) vollkommen homogen und (trotz Goldchlorid-Ameisensäuretinction) beinahe ganz farblos, bloß an weniger gut gelungenen Stellen blass fleischfarben und sehr fein granulirt. Sie enthält gar kein Myelin und färbt sich bei Osmiumfixirung gar nicht. Sie verhält sich in jeder Beziehung

---

[1] Die Lage des in Fig. 7 Taf. 23 abgebildeten vorderen linken Nervenstammes *vnsl* ist, wie erwähnt, in der topographischen Skizze eines Querschnittes von der Präclitellarregion des *Hirudo*-Körpers in Fig. 1 Taf. 29 sichtbar. Der entsprechende rechte Nervenstamm *vnsr* liegt zu *vnsl* genau symmetrisch, beide etwas ventral und lateral vom Ganglion. Hier hat sich der beim Austreten aus dem Ganglion lateral gerichtete Stamm (vgl. Fig. 1 Taf. 24 *vnsl*) bereits rostrad umgebogen und einen zeitweiligen longitudinalen Verlauf angenommen, desshalb kann er im transversalen Schnitt quer getroffen sein. In den Nervenstämmen liegen hier die sensorischen Schläuche ventral und lateral etwas verschieden, hingegen der Nervenmuskel in beiden ganz genau medial, was in Skizze 1 Taf. 29 nicht eingezeichnet wurde. In Fig. 7 Taf. 23 sind die Richtungen angegeben.

ganz so, wie die Interfibrillärsubstanz des peripherischen Achsencylinders der Wirbelthiere, welche, obwohl sie im Ischiadicus des Frosches weicher und wasserreicher als bei *Hirudo* zu sein scheint, den Namen Neuroplasma oder Axoplasma doch nicht verdient.

Der gelegentlich genau kreisförmige Querschnitt der drei Schläuche ist im Präparat von Fig. 5 Taf. 24 an den Flächen, wo sie an einander stoßen, etwas abgeplattet. Sie sind verschieden groß, einer ist immer bedeutend größer, als die zwei anderen[1]; letztere können manchmal mit einander verschmelzen, gelegentlich bloß streckenweise, z. B. kurz vor ihrem Eintritt in das Ganglion. (In der hinteren Wurzel sind die Verhältnisse etwas anders; der dem kleinsten Schlauch in der vorderen Wurzel entsprechende theilt sich noch vor der ersten Theilung des Stammes, gleich beim Heraustreten aus dem Ganglion in zwei, so dass an der Stelle, welche der eben betrachteten in der vorderen Wurzel entspricht, bereits vier Schläuche vorhanden sind. Die hintere Wurzel theilt sich auch früher als die vordere, und der größte Schlauch geht in den hinteren Ast über. Hier soll im Weiteren bloß die vordere Wurzel Berücksichtigung finden.)

Die Wand der Schläuche besteht aus einer festen und elastischen Membran, welche nicht überall gleich dick, etwa 1 μ, ist (ungefähr dreimal so dick, wie die Gliascheide der bereits besprochenen starken motorischen Primitivfibrillen). Nach Fixirung in einem Osmiumgemisch färbt sie sich auffallend dunkel, in den in Fig. 7 Taf. 23 und Fig. 5 Taf. 24 abgebildeten Präparaten ist sie dunkel weinroth. Hier und da erscheint sie (s. Fig. 7 Taf. 23) in 2—3 Lamellen gespalten. Das Myelin, welches durch Osmium so dunkel gefärbt wird, befindet sich, wie es scheint, zum größten Theil zwischen diesen; aber auch innerhalb der Wand bemerkt man eine durch Osmium stärker gebräunte, bei Nachvergoldung hell lilafarbige sehr schmale Zone, welche vielleicht ebenfalls Myelin enthält und sich dadurch vom sonstigen Inhalt des Schlauches unterscheidet.

Ihrem Aussehen nach den großen Schläuchen des *Hirudo*-Nerven entsprechend, befinden sich in den dorsalen Wurzeln von *Lophius* unter anderen Nervenfasern je 15—20 dickere von 10—24 μ Durchmesser. Es sind ebenfalls Schläuche mit einer noch dickeren (bis zu 2 μ) Wand, welche ebenfalls aus mehreren Lamellen — mit

[1] Als Mittelwerth von mehreren Messungen an verschiedenen mittelgroßen Thieren bei verschiedener Contraction ergiebt sich resp. 20, 14 und 10 μ für den Durchmesser der drei Schläuche.

kleinen Kernen *schek* (Taf. 27 Fig. 6) zwischen ihnen — besteht. Im Lumen des Schlauches sind sehr dicht gelagerte, sehr feine Primitivfibrillen (feinere als in den Schläuchen von *Hirudo*) besonders nach Goldchlorid-Ameisensäuretinction gut zu erkennen, obwohl es mir bisher nicht gelungen ist, sie so scharf (schwarz gefärbt) zu differenziren, wie bei Hirudineen und anderen Wirbellosen. Die Interfibrillärsubstanz reagirt ganz so, wie bei *Hirudo*, sie enthält ebenfalls kein Myelin (vielleicht aber mehr Eiweiß). Obwohl nun die dorsale Wurzel von *Lophius* ein gemischter Nerv ist und neben einer dritten Art Fasern auch zahlreiche motorische, direct von Ganglienzellen herkommende ganz wie in der ventralen Wurzel enthält, so dürften die großen Schläuche doch wohl als sensorisch betrachtet werden. (Sie treten mit Spinalganglienzellen in Verbindung. Ich habe aber einen solchen Schlauch gelegentlich von einer der großen birnförmigen Ganglienzellen, die Fritsch entdeckt hat, aus der dorsalen Furche des Rückenmarks in die dorsale Wurzel hinein verfolgen können, will jedoch auf diese Beobachtung vorläufig kein Gewicht legen, weil meine Untersuchungen über *Lophius* noch ergänzt werden müssen, wofür ich eben neues, frisches Material nach neueren Erfahrungen zu behandeln im Begriffe bin.)

Das Verhalten der drei großen Nervenschläuche einer jeden vorderen Nervenwurzel von *Hirudo* innerhalb der Fasermasse des Ganglions entspricht vollkommen dem, welches von der heutigen Wirbelthier-Neurologie den sensorischen Nervenfasern zugeschrieben wird. Davon kann man sich leicht vollkommen überzeugen, wenn man die Schläuche erst an transversalen, sagittalen und frontalen Schnittreihen eines Mittelkörperstückes (1—2 Somite) von *Hirudo* verfolgt (wozu auch Fixirungen in Osmiumgemischen mit Vortheil herbeigezogen werden), zeichnet und dann das Resultat mit Methylenblaupräparaten, die die Ganglien und möglichst lange Strecken ihrer Seitennerven in toto und im Zusammenhang enthalten, vergleicht. Die drei Schläuche und ihre centralen Verästelungen gehören mit zu den am leichtesten und vollständigsten der Methylenblautinction zugänglichen leitenden Bahnen. Sie sind es, welche die bereits von Mehreren beschriebenen und abgebildeten hirschgeweihartigen Gebilde liefern, die übereinstimmend als die centralen Endigungen von sensorischen Bahnen beschrieben wurden (Fig. 1 und 6 Taf. 25, Fig. 1, 2 und 4 Taf. 26, Fig. 1, 2 Taf. 27: *sschl a*, beziehungsweise *b* und *c*). Nun verlaufen die zwei Hauptäste des sich T-förmig verzweigenden dicksten Schlauches (*sschl a*) in dem paramedialen Längs-

feld der Fasermasse jenseits der Mittellinie (der eine, stets bedeutend stärkere Ast des Schlauches aus der caudalen Wurzel rostrad, aus der rostralen caudad gerichtet; der andere, schwächere Ast immer in der entgegengesetzten Richtung, aber in derselben Längslinie); die Verzweigungen von diesen zwei Ästen breiten sich weiter lateralwärts in der Fasermasse aus (Fig. 1 Taf. 25, Fig. 1 und 2 Taf. 27). Die Hauptäste der beiden dünneren Schläuche (*sschl b*, *sschl c*) liegen im paralateralen Längsfeld derselben Seite; die des dünnsten Schlauches meist etwas mehr lateral (Fig. 1 u. 6 Taf. 25: *sschl c*). Die Verzweigungen aller drei Schläuche befinden sich in einer mittleren Frontalschicht (Frontomedianebene, s. w. u.) der Fasermasse. (Diese Angaben seien bloß zum Zwecke der Identificirung der drei Schläuche erwähnt.)

Die kleinsten in den gewöhnlichen Methylenblaupräparaten noch sichtbaren Zweige dieses offenbar sensorischen Geästes endigen mit einer kleinen kolbenförmigen Anschwellung, dem centralen, sensorischen Endkolben der Autoren (*ek* in Fig. 1 und 2 Taf. 25). Ich kann aber besser gelungene Methylenblaupräparate vorzeigen, welche darthun, dass jene »Endkolben« noch keineswegs das Ende der sensorischen Leitung bedeuten, sondern bloß die Stellen sind, wo die Primitivfibrillen (welche, durch Spaltung der im noch unverästelten Schlauch sichtbaren, noch nicht so dünnen Primitivfibrillen entstanden, vielleicht bereits Elementarfibrillen entsprechen) nicht mehr in wenn auch kleinen, aber besonders wegen der sie zusammenkittenden und nach der Golgi'schen Imprägnirung oder einer unvollkommenen Methylenblautinction allein gefärbten Interfibrillärsubstanz doch viel leichter nachweisbaren Bündeln verlaufen, sondern nunmehr ganz isolirt ihren Weg gehen (*spf* in Fig. 1 und 2 Taf. 25).

Zur Darstellung dieser Strecke des Verlaufes der sensorischen Primitivfibrillen scheint sich bis jetzt meine Goldchloridameisensäure-Methode leider weniger zu eignen als meine Methylenblaumethode, trotzdem ich bei dieser keine Schnittreihen herstellen konnte, weil bis jetzt keine (!) Methode bekannt ist, welche durch das Vorbereiten zum Schneiden des mit Methylenblau tingirten Objectes nicht beinahe alle Feinheiten der Tinction auslöschen und bloß das Allergröbste, was in Schnitten auch nach anderen Tinctionen beinahe ebenso gut sichtbar ist, conserviren würde. In dem noch unverästelten Schlauch werden die leitenden Primitivfibrillen durch Goldchlorid-Ameisensäure-Tinction sehr schön differenzirt, wie es Fig. 6 Taf. 24 *sschl* zeigt. Im Präparat treten die leitenden Primitivfibrillen viel schärfer und deutlicher hervor, als es mir gelungen ist, sie in der

Zeichnung wiederzugeben. Und die Deutlichkeit der Lithographie ist noch weiter von der des Präparates entfernt. Auch zu verfolgen sind sie im unverästelten Schlauch und in seinen Hauptästen trotz ihres unregelmäßig welligen, obwohl weniger geschlängelten Verlaufes als der der motorischen Fibrillen, ziemlich leicht. Dagegen entzieht sich die einzelne Primitivfibrille der Beobachtung, sobald sie in die kleineren Zweige des Schlauches übergeht. Hier ist sie auch nach Methylenblautinction wohl angedeutet, jedoch nicht zu verfolgen, um so besser aber von dem vermeintlichen Endkolben an, wo die Primitivfibrillen, nach verschiedenen Richtungen divergirend, in die stark myelinhaltige Grundsubstanz der centralen Fasermasse hinaustreten, so zu sagen hinausstrahlen (Fig. 2 Taf. 25). Ähnliche Primitivfibrillen treten auch an den Seiten der Äste, sogar der Hauptäste und des noch unverästelten Stammes aus, aber stets von einem kleineren oder größeren Höcker ihrer Oberfläche, welche als Enden von sehr kurz gebliebenen Seitenästen zu betrachten sind.

Alle diese Primitivfibrillen gehören zu den feinsten, welche man mit meinen Methoden noch sichtbar machen kann. In Fig. 2 Taf. 25 ist der auch in Fig. 1 gezeichnete Endkolben bei 1000facher Vergrößerung möglichst genau wiedergegeben, und die austretenden Primitivfibrillen *spf* genau so stark gezogen, wie sie bei dieser Vergrößerung erschienen (in der Lithographie sind sie meist etwas stärker herausgekommen). Eine andere Methode der Dickenmessung konnte ich bei ihnen nicht ausführen, als dass ich unter dem Abbeschen Zeichenapparat mit einem sehr harten und spitzen Bleistift Linien von derselben Stärke zu ziehen mich bemühte, diese dann im Zeichenfelde parallel nahe zur betreffenden Fibrille legte und die Übereinstimmung bei oft wiederholten Versuchen controllirte. Nun maß ich die Dicke der gezeichneten Linien ebenfalls mit dem Zeichenapparat bei 50—100facher Vergrößerung; daraus berechnete ich die Dicke der Primitivfibrille im mikroskopischen Bild bei 1000facher Vergrößerung und hieraus endlich die thatsächliche Stärke derselben. Letztere schwankt zwischen 0,05 und 0,1 μ. Sie scheinen also ziemlich verschieden dick zu sein. Dennoch kann man sie, wie erwähnt, vielleicht schon als Elementarfibrillen betrachten. In der That ist keine weitere Verästelung von ihnen wahrnehmbar. Möglich, dass zum Erkennen einer solchen auch die heutigen optischen Hilfsmittel nicht hinreichen würden, zumal da diese Fibrillen nach der Methylenblautinction keineswegs so dunkel und desshalb nicht so außerordentlich scharf gezeichnet erscheinen, wie ähnlich dicke

nach Goldchloridtinction z. B. in den Retinazellen von *Hirudo* (z. B. Fig. 3 Taf. 30) oder in den Muskelfasern von *Pontobdella* (Fig. 3 Taf. 32). Scheinbare Verästelungen kommen dadurch zu Stande, dass mehrere Fibrillen ganz nahe zu einander aus dem Endkolben oder aus einem Seitenhöcker austreten, ein kleines Bündel bilden, welches auf den ersten Blick und bei ungenügender Vergrößerung wie eine einheitliche Fibrille aussehen kann, und sich erst nachher von einander entfernen.

Damit ich nichts Charakteristisches unerwähnt lasse, füge ich zur Beschreibung der aus den sensorischen Schläuchen ausgetretenen Primitivfibrillen noch hinzu, dass sie beinahe nie irgend welche Varicositäten zeigen, sondern auch in Methylenblau-Präparaten stets glatt sind, in welchen sonst die Primitivfibrillen der sensorischen Bündel (s. w. u.) auffallend varicös erscheinen, um vom diffusen Elementargitter gar nicht zu reden, da bei diesem im Gegentheil die Neigung zur Bildung von Varicositäten eine charakteristische Eigenschaft ist. Vielleicht hängt das Fehlen von Varicositäten damit zusammen, dass die Interfibrillärmasse in den sensorischen Schläuchen, wie erwähnt, kein Myelin enthält.

Was ist nun das Schicksal dieser dünnsten Primitivfibrillen, welche möglicherweise aus bloß je einer Elementarfibrille bestehen? Ein Theil, und zwar der größte, verliert sich nach einer längeren oder kürzeren Strecke in der centralen Fasermasse und ist wegen Mangel an Differenzirung nicht weiter zu verfolgen. Andere gehen in das differenzirte Elementargitter in der Fasermasse über, weiter giebt es solche, die direct in einen kleinen Zweig des Fortsatzes von irgend einer Ganglienzelle übergehen, und endlich auch welche, die die verschiedenen sensorischen Schläuche an Stellen, wo sie mit ihren Ästen nahe zu einander kommen, unmittelbar verbinden. Um diese Verhältnisse dem Leser im Bild vorführen zu können, hätte ich eine größere Anzahl von bei sehr starken Vergrößerungen gemachten Zeichnungen dieser Arbeit beigeben müssen. Ich habe es indessen aus dem oben erwähnten Grunde unterlassen und will mich damit begnügen, auf einige Zeichnungen hinzuweisen, welche, allerdings bloß nebenbei, auch etwas von diesen Verhältnissen veranschaulichen könnten. Meist ist bei ihnen dazu leider auch die Vergrößerung zu gering, so dass die Präparate viel mehr zeigen, als die Zeichnungen wiederzugeben vermögen. Manche Verbindungen, welche im Präparate unzweifelhaft vorhanden und sicher nicht künstlich hervorgerufen worden sind, habe ich nicht eingezeichnet,

weil es unmöglich gewesen ist, sie ohne Änderung des thatsächlichen Verlaufes der Fibrillen zu veranschaulichen.

So ist in Fig. 1 Taf. 27 die 250fache Vergrößerung, bei welcher ich das Bild, um keine abnorm große Zeichnung nach dem Inhalte von mehreren Gesichtsfeldern zusammensetzen zu müssen, entwarf, noch viel zu gering, um die Verbindungen deutlich zu sehen, geschweige denn mit dem Zeichenapparat verfolgen zu können. Desshalb wurden die Stellen, wo solche stattfinden, bei einer 1000fachen Vergrößerung erst besonders gezeichnet und so in die Figur die betreffenden Einzelheiten nachträglich eingetragen. Dabei mussten die dünneren Fibrillen natürlich an mehreren Stellen stärker, als der Vergrößerung entspricht, gezeichnet werden, um sie deutlich zu machen. Es handelt sich hier um die Darstellung des Verlaufes von Gebilden, welche sich in einem von der Bauchfläche gesehenen Bauchganglion in sehr verschiedenen Ebenen befinden. Ich konnte letztere in der Zeichnung nicht anderswie aus einander halten, als dass ich drei Niveaus durch verschiedene Färbung der vorwiegend in ihnen verlaufenden Gebilde bezeichnet habe: braun die höchste, grünlichgrau die mittlere und schwarz die tiefste Lage. Diese Färbung ließ ich ihnen zum Theil auch dort, wo sie bereits in eine andere Höhe übergegangen sind und sich mit Gebilden, die in dieser liegen, verbinden.

Bei den Sternchen in dieser Figur sieht man, wie der braune sensorische Schlauch *sschla* (*hl*), der größte in der hinteren linken Wurzel, durch Übergang von feinsten Primitivfibrillen, die man in der Zeichnung allerdings nicht besonders unterscheiden kann, einerseits mit dem grünlich grauen diffusen Elementargitter, andererseits mit einem charakteristischen und constanten Ast des ebenfalls grünlich grauen Fortsatzes der constant vorhandenen Ganglienzelle *sgz* in directe Verbindung tritt. Der Körper der Ganglienzelle liegt etwas weiter, so dass sie nicht in die Zeichnung hineingebracht werden konnte und desshalb bloß angedeutet wurde. In Fig. 1 Taf. 31 ist die entsprechende Ganglienzelle (*gz*) mit den charakteristischen und constanten Ästen ihres Fortsatzes aus einem anderen von der Rückenfläche gesehenen Ganglion abgebildet. Der sich in den hinteren linken Nervenstamm begebende Theil des Fortsatzes, welcher also im Sinne der Wirbelthier-Neurologie den Achsencylinderfortsatz darstellt, ist in beiden Figuren mit *afo* bezeichnet. Bei den zwei Sternchen in Fig. 1 Taf. 27 ist der vorhin erwähnte Ast des Ganglienzellenfortsatzes mit einem kleineren sensorischen Schlauch aus

dem rechten hinteren Nervenstamm *sschlb* (*hr*) verbunden. Bei den drei Sternchen (ganz oben) ist der große sensorische Schlauch mit den Ästen eines anderen in Verbindung zu sehen.

Von dem wiederholt erwähnten, aber noch nicht eingehender besprochenen Elementargitter ist in verschiedenen Figuren (so außer in der Fig. 1 Taf. 27 in Fig. 1 u. 6 Taf. 25, Fig. 2 u. 3 Taf. 26) etwas eingezeichnet; mehr hätte dieselben zu verwickelt gemacht. Übrigens lässt es sich auch ziemlich schwer in der Zeichnung darstellen, obwohl es die Präparate sehr schön sehen lassen. Eine Unzahl von Drähten, welche die sich in jeder Richtung ausbreitenden Primitivfibrillen mit einander verbinden und die Gesammtheit derselben zu einem Gitterwerk, nicht bloß zu einem Geflecht gestalten, besitzen einen dorsoventralen Verlauf und sind zwar in Methylenblaupräparaten sehr gut zu verfolgen, aber um so schlechter zu zeichnen, da man die mit Methylenblau behandelten Ganglien von *Hirudo* nicht anders, als in dorsaler oder ventraler Lage mit Vortheil einschließen und bis zum nöthigen Grade plattdrücken kann.

Mit dem Namen diffuses Elementargitter will ich die Gesammtheit jener feinsten leitenden Bahnen bezeichnen, welche die centrale Fasermasse der Ganglien in jeder Richtung außerordentlich zahlreich durchziehen, durch Seitenbahnen mit einander in jeder Richtung vielfach anastomosiren und nicht Primitivfibrillen, die direct in eine Ganglienzelle, in ein Connectiv oder in einen peripherischen Nervenstamm zu verfolgen sind, entsprechen. An Stellen, wo es durch Methylenblau vollkommen tingirt ist, hat dieses Gitterwerk eine große Ähnlichkeit mit dem, welches in den Retinazellen von *Hirudo* u. A. in Fig. 3 Taf. 30 und Fig. 8 Taf. 31 dargestellt ist, nur dass sich letzteres in einer peripherischen Zone, obwohl stets ohne Zweifel innerhalb der Zelle, in einer Ellipsoidfläche ausbreitet, wogegen das diffuse Elementargitter die centrale Fasermasse des Ganglions in jeder Richtung durchdringt. Die einzelnen Drähte des diffusen Elementargitters entsprechen stets je einer Primitivfibrille, umhüllt von myelinhaltiger Perifibrillärsubstanz; sie können eine ziemlich verschiedene, aber immer nur ganz geringe Dicke besitzen, etwa von 0,05 μ bis 0,2 μ. Sie können gelegentlich ganz glatt aussehen, meist sind sie aber mit unregelmäßigen Verdickungen besetzt, welche an den Knotenpunkten des Gitters nur höchst selten fehlen. Die Knotenpunkte sind meist dreischenkelig und bestehen aus einer zweifellosen Verschmelzung der dort zusammentreffenden Drähte ebenso wie im leitenden Gitter der erwähnten Retinazellen. Meist

sind alle drei Schenkel gleich dick; die Knotenpunkte sind eben nicht Theilungsstellen von dickeren Neurofibrillen, die sich in zwei dünnere spalten würden. Vierschenkelige Knotenpunkte, bei welchen noch eher an eine bloß sehr enge Aneinanderlagerung sich kreuzender Bahnen gedacht werden könnte, kommen ziemlich selten vor. Die Maschen des Gitterwerkes erscheinen in den meisten Methylenblaupräparaten äußerst verschieden groß, zwischen viel weiteren Grenzen als im leitenden Gitter der Retinazellen. Meist sind die engsten ungefähr so groß, wie die der Retinazellen von *Hirudo*. In einigen Methylenblaupräparaten, welche in dieser Beziehung als besonders gut gelungen aufzufassen sein dürften, habe ich indessen ausgedehnte Stellen der centralen Fasermasse gesehen, wo sich die Dimensionen der Maschen des Elementargitters ungefähr innerhalb derselben Grenzen bewegten, wie die des leitenden Gitters, z. B. in den Retinazellen *c*, *d*, *e* der Fig. 3 Taf. 30. Daraus schließe ich, dass gewöhnlich ein großer Theil der Drähte des diffusen Elementargitters undifferenzirt bleibt, und dass die Verdickungen, welche meist an den Ecken der zickzackförmig verlaufenden Drähte vorkommen, vielfach Knotenpunkten entsprechen, an welchen der dritte Schenkel keine Färbung angenommen hat.

Eine Quelle, aus welcher das leitende Material des diffusen Elementargitters herstammt, haben wir schon in den an den centralen Endkolben und Seitenhöckern der sensorischen Schläuche austretenden Primitivfibrillen kennen gelernt. Der Übergang derselben in das Gitter findet in der Weise statt, dass sie sich nach einem längeren oder kürzeren selbständigen Verlauf einfach zum dritten Schenkel eines dreischenkeligen Knotens im Elementargitter gestalten. Die anderen Quellen davon sollen weiter unten bekannt gemacht werden.

Die Primitivfibrillen der dritten Art von Nervenfasern, denen wir im Querschnitt des Nervenstammes von *Hirudo* begegnen, unterscheiden sich von den Primitivfibrillen der sensorischen Schläuche, wie erwähnt, nur wenig, um so verschiedener ist aber ihr Verhalten in der centralen Fasermasse und die Art und Weise, wie sie im Nerv vereinigt sind. Auch von ihnen besitzt eine größere Anzahl eine gemeinsame Gliascheide. Diese ist bei den Gnathobdelliden sehr scharf differenzirt, sogar etwas dicker und bei Goldchloridtinction stärker gefärbt als die Scheide der motorischen Fasern. Die Interfibrillärmasse, welche die Primitivfibrillen hier verkittet, enthält eine viel größere Menge gleichmäßig vertheilten Myelins, als die Perifibrillärsubstanz der motorischen Primitivfibrillen. Die Myelinforma-

tionen, welche an der Schnittfläche des quer durchschnittenen Hirudineennerven reichlich hervorquellen, stammen, wie man es während des Processes mit dem Mikroskop controlliren kann, aus der Interfibrillärsubstanz dieser Nervenfasern. Letztere erscheinen in Folge ihres großen Myelingehaltes nach der Einwirkung von osmiumhaltigen Fixirungsmitteln sehr stark gebräunt, während von den sensorischen Schläuchen, wie gesagt, nur die Scheide und höchstens eine peripherische Zone des Inhaltes eine stärkere Bräunung aufweist, und die motorischen Fasern beinahe ganz ungebräunt bleiben. Auch nach Goldchloridtinction der Schnitte bekommen sie eine besonders auffällige braunpurpurne Färbung (atropurpureus Saccardo mit braun versetzt und diluirt), welche ebenfalls der Interfibrillärsubstanz zu verdanken ist. Dagegen erreicht man bei ihnen mit Methylenblau besonders leicht eine reine stahlblaue Tinction der leitenden Primitivfibrillen bei ungefärbter Interfibrillärsubstanz. So erscheinen diese Nerven als je ein Bündel von eng zusammengepackten, sehr dünnen und scharf gezeichneten Primitivfibrillen, im Nerv beinahe ohne Varicositäten; ihre Scheide ist nämlich, wie Gliagewebe überhaupt, in Methylenblaupräparaten unsichtbar, bei Rhynchobdelliden auch überhaupt wenig entwickelt und nicht scharf von ihrer Umgebung abgegrenzt. Desshalb, und weil sich ihre Primitivfibrillen deutlich als sensorisch oder überhaupt centripetal leitend erweisen, will ich sie zur Unterscheidung von der anderen Art sensorischer Nervenfasern, den sensorischen Schläuchen, sensorische Bündel nennen.

In Fig. 7 Taf. 23, Fig. 5 und 6 Taf. 24 sind die sensorischen Bündel, ihrem Verhalten nach Goldchlorid-Tinction gemäß, dunkler gezeichnet als die übrigen Nervenfasern. Fig. 8 und 9 Taf. 23 sind kleinere Nerven mit nur sensorischen Bündeln. In diesen sieht man die Querschnitte einiger stärkerer Primitivfibrillen als größere Punkte. In ihrem peripherischen Verlaufe können sich nämlich mehrere dünnere Primitivfibrillen der sensorischen Bündel zu einer dickeren vereinigen. Das ist besonders in den Nerven des Auges und der subepithelialen Sinneszellen (s. w. u.) der Fall. Erstere Nerven zeigen in jeder Beziehung den Charakter der sensorischen Bündel, wie sie in den großen Nervenstämmen aussehen; sie können ja in solche hinein verfolgt werden, nur enthalten sie in überwiegender Zahl beinahe so starke Primitivfibrillen, wie die motorischen. Besonders schön kann man diese Thatsache in den Augennerven von *Pseudobranchellion* (Fig. 1 und 2 Taf. 30), aber auch bei *Hirudo* (Fig. 3 Taf. 30 und Fig. 5 Taf. 31) illustrirt sehen.

Der Querschnitt der sensorischen Bündel ist in den Nervenstämmen in Folge des Druckes, den die dort vereinigten Nervenfasern auf einander ausüben, sehr verschieden und unregelmäßig; in kleineren peripherischen Nerven, besonders in etwas gedehnten, ist er nicht selten nahezu kreisrund. Auch ihr Durchmesser variirt sehr, wie schon aus den Fig. 7—9 Taf. 23 und Fig. 5 Taf. 24 deutlich hervorgeht: der größte Durchmesser der dünnsten Nervenfasern dieser Art erreicht kaum 4 μ, der der dicksten geht über 14 μ. Nicht selten findet man sogar in kleineren peripherischen Nerven sensorische Bündel von noch größerer Dicke (vergleiche z. B. Fig. 8 und 9 mit Fig. 7 Taf. 23 oder mit Fig. 5 Taf. 24). Die Erklärung davon ist die Thatsache, dass gewisse bei ihrem Austritt aus dem Ganglion zwar nicht scharf von einander getrennte, aber in den Stämmen deutlich gesonderte sensorische Bündel sich in ihrem weiteren peripherischen Verlauf wieder zu größeren mit einander vereinigen. Andererseits theilen sich aber dickere Bündel in peripherischer Richtung auch in mehrere dünnere. Bei Fig. 9, wo ein und derselbe Schnitt in *A* und *B* bei zwei verschiedenen Einstellungen von 4 μ Niveau-Unterschied gezeichnet ist, befand sich die Theilung des Bündels *snf (sb) 2* gerade innerhalb der Schnittdicke: bei *A* sieht man daran bloß eine leise Andeutung von zwei Einschnürungen, bei *B* ist es schon in drei Bündel getheilt. Am *sb 3* und *sb 4* sieht man im nächsten 6 μ dicken Schnitt drei, beziehungsweise zwei schmale Einbuchtungen; um noch einen Schnitt weiter ist *sb 3* schon in drei, *sb 4* in zwei Bündel getheilt.

Dank der Bräunung ihres Myelins durch die Osmiumgemische, der verhältnismäßig starken Tinction ihrer Interfibrillärsubstanz durch Goldchlorid und endlich der leichten und vollkommenen Tingirbarkeit ihrer leitenden Primitivfibrillen mit Methylenblau sind die sensorischen Bündel sowohl an Schnittreihen, als auch an den in toto herauspräparirten Ganglien sehr leicht in die centrale Fasermasse hinein und dort in ihren weiteren Ausbreitungen zu verfolgen.

Der bei Weitem größte Theil der Primitivfibrillen der sensorischen Bündel bleibt in der centralen Fasermasse auf der Eintrittseite und biegt zum Theil in rostrader, zum Theil in caudader Richtung um, nimmt einen longitudinalen Verlauf an und bildet rechts und links von der Mittellinie, vereinigt mit den sich ebenso verhaltenden Primitivfibrillen der sensorischen Bündel des anderen Nervenstammes derselben Seite, je drei große Bündel, welche sich caudad und rostrad in das betreffende Connectiv fortsetzen. Diese drei großen Züge von

sensorischen Primitivfibrillen nenne ich laterales, paralaterales und paramediales sensorisches Bündel der centralen Fasermasse. Sie befinden sich zwar nicht genau in einer Frontalebene, doch bilden sie eine subventrale Schicht der Fasermasse, welche indessen von zahlreichen anderen Primitivfibrillen in verschiedener Richtung durchsetzt ist. Demnach liegen sie ventral von den sensorischen Schläuchen, welche sich in der frontomedialen Schicht der Fasermasse ausbreiten[1].

Anordnung, Form und Verlaufsrichtung der drei sensorischen Bündel in der linken Hälfte eines Mittelkörperganglions von *Hirudo* ist in Fig. 3 Taf. 25 dargestellt. Hier ist gerade ein gelegentlich vorkommender besonderer Fall zu sehen, dass sich nämlich das paramediale Bündel in zwei Stränge theilt, welche sich erst kurz vor dem Eintritt in das Connectiv vereinigen. Es wurden bloß die am schärfsten differenzirten, leicht mit dem Zeichenapparat verfolgbaren Primitivfibrillen gezeichnet; in Wirklichkeit sind an solchen alle drei Bündel viel reicher. Die lateralen und paralateralen Stränge sind auch in Fig. 4 Taf. 25, so weit sie in der Schnittdicke enthalten waren, angedeutet. Auch in diesen beiden sieht man gelegentlich von einander durch auffallendere Zwischenräume gesonderte Züge, andererseits kann aber eine deutliche Grenze auch zwischen dem lateralen und paralateralen Bündel fehlen. In der Regel geschieht zwar die Theilung der in das Ganglion eingetretenen sensorischen Bündel so, dass ein Theil der Primitivfibrillen ungespalten in der einen, der andere in der anderen Richtung umbiegt; doch kommen ziemlich häufig auch solche, stärkere Primitivfibrillen vor, welche sich nach ihrem Eintritt in die centrale Fasermasse spalten, und deren einer Ast caudad, der andere rostrad verläuft. Ebenso wie sie durch Vereinigung mehrerer Bündel der Nervenstämme entstanden sind,

---

[1] Diese Schichten bilden keineswegs gesonderte, etwa von einander lospräparirbare Lagen in der centralen Fasermasse. Ich gebe ihnen bloß desshalb besondere Namen, damit ich die topographischen Verhältnisse der einzelnen leitenden Bahnen genauer angeben kann. So will ich in der centralen Fasermasse in dorsoventraler Richtung folgende unter einander befindliche Schichten als Höhenangaben unterscheiden: dorsale, subdorsale, frontomediale — diese zur Unterscheidung von der gewöhnlich median genannten, genauer sagittomedianen Ebene, schlechthin der Mittelebene des Körpers —, subventrale und ventrale Schicht. Zu demselben Zwecke unterscheide ich dort von sagittalen Schichten folgende: laterale, paralaterale, paramediale und sagittomediale. Endlich von transversalen Schichten: rostrale, postrostrale, transverso-mediale, präcaudale und caudale.

theilen sich die sensorischen Stränge der centralen Fasermasse bei ihrem Übergang in die Connective in je mehrere durch Gliascheiden, allerdings nicht so deutlich wie in den Nervenstämmen, gesonderte Bündel. Auch der Querschnitt von diesen ist nicht, wie in den queren Nervenstämmen oder peripherischen Nerven, mehr oder weniger isodiametrisch, sondern stets stark in tangentialer Richtung abgeplattet, eine radial gestellte Keilform.

In manchen Methylenblaupräparaten, wo eine nicht allzu große Anzahl von leitenden Bahnen die Tinction angenommen hatte, konnte ich manche Primitivfibrillen der sensorischen Bündel in beiden Richtungen nicht nur bis in das nächste, sondern auch das zweite, dritte, ja noch entferntere Ganglion verfolgen. Weiter verhalten sich dort diese sensorischen Primitivfibrillen ebenso wie diejenigen, welche sich nicht zu den longitudinalen Bündeln gesellen, sondern in demselben Ganglion, wo sie vom Nervenstamm her eingetreten sind, bleiben. Ein Theil von ihnen geht entweder direct oder nach wiederholten Verzweigungen mit den Endästchen in derselben Weise, wie die Primitivfibrillen der sensorischen Schläuche, in das diffuse Elementargitter über. Ein anderer Theil gestaltet sich ebenfalls entweder unmittelbar oder nach Verzweigungen, aber ohne Vermittelung des diffusen Elementargitters, zu einem feinsten Ästchen des Fortsatzes einer Ganglienzelle. In dieser Weise kann also ein directes Eindringen von centripetal leitenden Primitivfibrillen in die Ganglienzelle stattfinden. Fig. 2 und 3 Taf. 31 stellen zwei solche Ganglienzellen dar, bei denen die feinen Äste *x*, beziehungsweise *x* und *y*, ihres Fortsatzes dadurch zu Stande kommen, dass je eine Primitivfibrille, welche mit einem lateralen sensorischen Bündel aus einem entfernteren Ganglion kommt, sich zu den übrigen im Fortsatz enthaltenen Primitivfibrillen gesellt.

Sucht man nun in den spinalen Wurzeln von *Lophius* die Nervenfasern, welche den sensorischen Bündeln von *Hirudo* entsprechen würden, so findet man, dass in den dorsalen Wurzeln neben den großen Schläuchen (*sschl* in Fig. 6 Taf. 27), die den sensorischen Schläuchen von *Hirudo* entsprechen, und den ziemlich zahlreich vertretenen motorischen Fasern (*mnf*) eine überwiegende Anzahl von sehr dünnen Nervenfasern mit Myelinscheide (*snf*) und viele noch dünnere Bündel von Primitivfibrillen ohne Myelinscheide vorkommen, welche zum Vergleich mit den sensorischen Bündeln übrig bleiben. Die dünnsten Bündel ohne besondere Myelinscheide besitzen indessen eine ebenso starke Hülle wie die anderen. Sie zeichnen sich einerseits dadurch,

dass ihnen die Goldchloridtinction eine intensivere braunrothe und die Färbung mit Hämateïnlösung I. A graue Farbe verleiht, andererseits dadurch, dass in jedem Querschnitt des Nervenstammes auffallend viele von ihnen einen Kern in ihrem Lumen enthalten, aus. Dieser Kern ist mitten zwischen den Primitivfibrillen eingebettet, wogegen bei den motorischen Fasern die Kerne die gewöhnliche Lage zwischen SCHWANN'scher Scheide und Myelinscheide besitzen und in den großen Schläuchen größtentheils zwischen den Lamellen der mehrblätterigen, dicken Scheide eingekeilt sind, und zwar auch mehrere in derselben Höhe (*schek*) [1].

Größer ist aber die Ähnlichkeit der sensorischen Bündel mit den REMAK'schen Fasern der Peripherie, z. B. im Peritoneum des Frosches, wo die Primitivfibrillen in ihnen schon nach Fixirung mit ZENKER-scher Flüssigkeit und starker Tinction mit Hämateïnlösung I. A ziemlich deutlich sind. Der Unterschied, welcher darin besteht, dass die sensorischen Bündel bei den Gnathobdelliden eine stark entwickelte Gliascheide besitzen, die REMAK'schen Fasern des Froschperitoneums dagegen nicht, fällt bei den Rhynchobdelliden, wo sie keine gesonderte Gliascheide besitzen, weg.

Und somit haben wir die drei Arten von Nervenfasern bei *Hirudo* an der Peripherie und im Centrum kennen gelernt. Von einer Constanz der Zahl der Nervenfasern in den Nervenstämmen kann nur in Betreff der sensorischen Schläuche, von denen, wie wir wissen, z. B. im vorderen Nervenstamme stets drei vorhanden sind, die Rede sein. Die motorischen Fasern und die sensorischen Bündel weisen sowohl in distaler, als auch in proximaler Richtung inconstante Verzweigungen und Anastomosen auf, so dass die Zahl der gesondert angetroffenen Faserquerschnitte in den auf einander folgenden Querschnitten des noch einheitlichen Nervenstammes, wie gesagt, rasch wechselt, indessen in derselben Höhe in verschiedenen Somiten und Individuen ziemlich gleich ist. Man kann aber von einer gewissen Constanz der Menge der leitenden Primitivfibrillen von centripetaler und centrifugaler Function in den Nervenstämmen reden. Es wäre zu erwarten, dass damit auch eine Constanz der Zahl der Nervenzellen, welche diese Menge von leitender Substanz für den Nervenstamm produciren, verbunden sei (s. w. u.).

Die motorischen Fasern und die sensorischen Bündel haben wir

---

[1] Auf die Frage, ob alle diese Kerne die gleiche Bedeutung haben, will ich jetzt nicht eingehen.

bei *Hirudo* auch in die Connective verfolgt. So auffallende sensorische Schläuche, wie in den peripherischen Nervenstämmen, existiren bei *Hirudo* und *Aulastoma* in den Connectiven nicht. Dagegen findet sich dort bei *Pontobdella* je ein großer sensorischer Schlauch in dorsaler und meist mehr medialer Lage: es sind das jene seit langer Zeit bekannte große Röhren, deren gleiche Bedeutung mit den Neurochorden von *Lumbricus*, der Capitelliden etc. ich zuerst nachgewiesen, und die ich als colossale Nervenfasern gedeutet habe. In der centralen Fasermasse verästeln sie sich bei *Pontobdella* im Wesentlichen in derselben Weise, wie die sensorischen Schläuche der Nervenstämme von *Hirudo*.

Alle Autoren, welche nach neueren Methoden (besonders an Methylenblaupräparaten) das Nervensystem von Hirudineen untersucht haben, waren über die Natur der Bahnen in der centralen Fasermasse, welche ich jetzt als sensorisch erkannt habe und sensorische Bündel nenne, unsicher oder hielten sie für motorisch. Auch ich bin früher, als ich meine Methode der Vergoldung der Schnittreihen für diese Zwecke noch nicht ausgebeutet hatte, in diesen Irrthum verfallen. Nun sehe ich, dass die durchgehenden motorischen Primitivfibrillen in der centralen Fasermasse, in der dorsalen und ventralen Fibrillenlage verlaufen und hier nicht zu besonderen Zügen gruppirt, sondern mehr gleichmäßig vertheilt sind (s. Taf. 27 Fig. 4 Taf. 25 Fig. 1 u. 6 *dglfod*).

Bei *Lumbricus* sind motorische Fasern und sensorische Bündel von derselben Beschaffenheit, wie bei *Hirudo*, vorhanden. In Fig. 10 Taf. 24 sind motorische Fasern, in Fig. 9 motorische Fasern und sensorische Bündel (*sb a* und *sb b*) in queren Nervenstämmen von *Lumbricus* gezeichnet. Auch hier enthält die motorische Nervenfaser in der Regel je eine starke Primitivfibrille (*mpf*), wie es besonders in Fig. 10 schön sichtbar ist, wo die Primitivfibrillen *a*, *b*, *c* und *d* sehr lange innerhalb der Schnittdicke zu verfolgen waren, viel länger, als die gezeichnete Strecke. Ebenso sind auch hier sehr dünne sensorische Primitivfibrillen von größerer Anzahl zu einem sensorischen Bündel durch Interfibrillärsubstanz, welche sich mit Goldchlorid (aber auch mit Hämateïnlösung I. A) ziemlich intensiv tingiren lässt, vereinigt. Dagegen besitzen bei *Lumbricus* die Nervenfasern keine so ausgeprägte, gesonderte Scheiden, wie bei *Hirudo*, obwohl bei geeigneter Schnittrichtung und Einstellung auch hier eine deutliche Scheidenmembran sichtbar sein kann, namentlich an den motorischen Fasern (*gsche* in Fig. 10 Taf. 24).

Die sensorischen Schläuche sind bei *Lumbricus*, wie gesagt, hauptsächlich durch die drei Neurochorde des Bauchstranges vertreten. In diesen befinden sich ebenso gelagerte und verlaufende, durch Goldchlorid in Schnittreihen ebenso gut darstellbare Primitivfibrillen wie in den sensorischen Schläuchen von *Hirudo* (s. z. B. Taf. 24 Fig. 6 *sschl*). Inmitten der ganz dünnen befindet sich in ihnen stets eine geringe Anzahl von Primitivfibrillen (1—3), welche viel stärker und sehr auffällig sind. Besonders an diesen sieht man in frontalen nachvergoldeten Schnittreihen, wie sie in der centralen Fasermasse aus den Neurochorden heraustreten. Dort können sie sich verschieden verhalten und sind gelegentlich lange verfolgbar, doch will ich auf diese Verhältnisse jetzt nicht näher eingehen.

Von anderen Wirbellosen habe ich die drei Arten von Nervenfasern noch bei Krebsen (*Astacus*, *Palaemon* etc.) nachweisen können, genauer habe ich sie aber bei diesen noch nicht verfolgt.

B. Die Nervenzellen und die Gliazellen der Hirudineen.

Da wir nun die leitenden Primitivfibrillen, ihren peripherischen und centralen Verlauf bis auf ihr Verhalten in den Zellen, in welche sie secundär eindringen, wenigstens bei Hirudineen genau kennen gelernt haben, müssen wir die Zellen, welche sie produciren, die Nervenzellen an der Peripherie und im Centrum aufsuchen.

Man ist in morphologischen Arbeiten gewöhnt, beim Suchen von bestimmten Zellen die Aufmerksamkeit zunächst auf das Vorhandensein von entsprechenden Kernen zu richten, und wenn man erst Kerne von besonderer Lage, etwa besonderen morphologischen Eigenschaften oder besonderer Reaction auf die angewandten mikrotechnischen Mittel gefunden hat, so sucht man, falls sich der betreffende Forscher nicht schon mit dem Constatiren der Kerne allein, was oft vorkommt, begnügt, nach dem Zellkörper und eventuellen besonderen Bestandtheilen. Auch wir sollen also vor Allem sehen, ob wir nicht Kerne finden, die den postulirten Nervenzellen entsprechen. Wir müssen uns dabei indessen vor Augen halten, dass, wenn wir auch keine Kerne fänden, die wir als Kerne der Nervenzellen deuten müssten, wir doch nicht berechtigt wären, die Existenz von besonderen Nervenzellen schon desshalb in Abrede zu stellen. Wir können uns sehr gut noch functionirende Zellen auf einer solchen Lebensstufe vorstellen, wo ihr Kern nicht nur stark verändert ist, sondern sogar aufgehört hat, als Organ, morphologisch nachweisbar

zu existiren. Solche Zellen können noch ganz gut etwa trophisch functioniren, vielleicht auch gewisse Zellproducte weiter liefern. Natürlich kann bei solchen Zellen auch der Nachweis eines gesonderten Zellleibes auf Schwierigkeiten stoßen, eventuell unmöglich sein, da ja auch ein protoplasmatischer Zellleib unnöthig werden konnte, weil die Zelle durch die Herstellung eines specifischen Productes, welches fort besteht und in gewisser Weise für sich weiter functionirt, überflüssig geworden ist. Dann handelt es sich darum, jenes Stadium der Histogenese aufzufinden, wo die betreffende Zelle noch sämmtliche Zellfunctionen verrichtet, schon das specifische Zellproduct herzustellen beginnt und sich dadurch differenzirt hat, aber noch einen deutlichen Kern und einen mehr oder weniger scharf umgrenzten protoplasmatischen Zellleib hat. Wo dieses Stadium in der Ontogenese liegt und wie lange es dauert, davon kann man a priori nichts wissen, und desshalb wird die Histogenese der leitenden Substanz in Fällen, wo im erwachsenen Thier keine besonderen Nervenzellen nachweisbar sein sollten oder ein Theil von ihnen verschwunden ist, ein besonders schwieriges Problem sein. Lassen wir aber vorläufig diese Möglichkeiten, da ja in unseren gegenwärtigen Objecten auch im entwickelten Zustande, wie wir sehen werden, Nervenzellen mit großer Wahrscheinlichkeit neben den Ganglienzellen nachweisbar sind. Ich will nicht sagen, mit vollkommener Sicherheit, weil es mir, wie gesagt, bis jetzt nicht gelungen ist, die leitenden Primitivfibrillen gleich von ihrer Entstehung an mikrotechnisch zu differenziren.

a. Die verschiedenen Arten von Zellkernen im Nervensystem.

In meinen Schnittreihen durch *Hirudo*, in welchen neben einer charakteristischen Färbung der Gliafasern und der leitenden Primitivfibrillen auch eine möglichst contrastirende, reine Kernfärbung (z. B. durch Nachfärbung mit Hämateïnlösung I. A) erzielt wurde, finde ich im Nervensystem außer den Kernen der Bindegewebszellen der Neurilemmscheide und ihrer Fortsetzungen, denen des Endothels des Perineuralsinus und den Kernen der Muskelfasern, die man alle leicht erkennen kann, noch drei Arten von Zellkernen, die mit den ersteren dreien nicht zu verwechseln sind.

Die erste Art sind die Kerne der Ganglienzellen; mit diesen haben wir uns vorläufig nicht zu beschäftigen. Die zweite Art sind sehr kleine, ziemlich chromatinarme Kerne von kugeliger oder ellip-

soidischer Gestalt. Ihr größter Durchmesser ist höchstens 4 μ und meistens nicht mehr als 2 μ. Sie können im ganzen Nervensystem überall vorkommen: in den Nervenfasern, zwischen den Fasern der Gliabalken im Connectiv und in der centralen Fasermasse, in der Gliahülle der Ganglienzellen und zwischen den Ganglienzellen innerhalb der Tunica propria des Ganglienzellenpackets. Besonders häufig sind sie in den sensorischen Bündeln (Taf. 24 Fig. 5 *bk wz*) und in der Gliahülle der Ganglienzellen (Taf. 28 Fig. 4 und 6 *bk*). In den ersteren befinden sie sich bald in der Mitte des Faserquerschnittes, bald seitlich, hart an der Gliascheide; in den sensorischen Schläuchen gelegentlich zwischen den Lamellen der Scheide. Der zu ihnen gehörige Zellleib, höchstens ein ganz unscheinbarer Protoplasmahof, ist nicht leicht nachzuweisen. Die Kerne in den Nervenfasern sehen ganz so aus, wie die der Blutkörperchen in den Blutgefäßen; indessen ist der Zellkörper der Blutzellen bedeutend mächtiger und leichter zu sehen. Die Kerne in der Gliahülle der Ganglienzellen sehen etwas mehr den kleinen Bindegewebskernen, wie sie in dem bei *Hirudo* reichlich entwickelten faserigen Bindegewebe im ganzen Organismus vorkommen, ähnlich. Ich glaube sie als Kerne von mehr oder weniger umgewandelten Leukocyten, Wanderzellen betrachten zu müssen, um so mehr, als ähnliche Kerne auch in verschiedenen anderen Organen, sogar in deren Zellen, häufig sind.

Die dritte Art von Kernen gehört zu einem ganz anderen Typus, zu dem der Kerne der Ganglienzellen, der Muskelzellen und noch anderer Zellarten, die nicht in die Gruppe der Bindegewebszellen gehören. Am meisten sehen sie den Kernen der Muskelfasern ähnlich, nur ist vielleicht ihre Membran stärker und ihr Inhalt ärmer an Chromatin. Nach den meisten Fixirungen findet man in ihnen bloß einige Balken als Kerngerüst, sonst erscheinen sie ziemlich leer, wogegen in den Muskelkernen ein feineres und dichteres Maschenwerk sichtbar ist. Auch ihre Form ist gleich, bald mehr rundlich, bald mehr ellipsoidisch. In den Nerven und Connectiven scheint sie mit dem Dehnungszustand derselben zu wechseln: in contrahirten Connectiven und Nerven (Taf. 24 Fig. 3, 4 *zkn*) sind sie mehr rundlich, in gedehnten mehr länglich (in einem gedehnten Connectiv zeigt den Kern Taf. 23 Fig. 1). Im letzteren Fall ist ihre Längsachse natürlich mit der Dehnungsrichtung parallel. Ihr achromatischer Nucleolus, und zwar stets nur einer, nie zwei, wie oft in den Muskelkernen, schmiegt sich hart an die Kernmembran und liegt nie frei in der Mitte der Kernhöhle. Dasselbe Verhalten

trifft man übrigens nicht selten auch in Muskelkernen; ganz typisch ist es dagegen für die Ganglienzellenkerne, welche diesen Kernen, wie gesagt, auch sonst sehr ähnlich sind. Während aber die stets kugeligen Kerne der Ganglienzellen in einem gegebenen Individuum je nach der Größe der Zelle ziemlich proportional verschieden groß sind und die kleinsten kaum mehr als 6 μ, die größten bis nahe an 18 μ erreichen, ändert sich die Größe der fraglichen Nervenkerne verhältnismäßig wenig. Am größten sind sie in der centralen Fasermasse, am kleinsten in den Nervenstämmen und peripherischen Nerven (bei *Aulastoma* in den Connectiven). So habe ich bei ihnen — in der Schnittreihe eines Mittelkörpersomits, nach welcher Fig. 1 Taf. 23 und Fig. 1—7 Taf. 24 gezeichnet sind — in der centralen Fasermasse, wo sie stets kugelig sind, einen Durchmesser von 16 μ, in den peripherischen Nerven an der in Fig. 3 und 4 Taf. 24 gezeichneten Stelle, wo der Kern kugelig, von 10 μ gefunden. An anderen Stellen, wo sie ein Rotationsellipsoid bilden mit der ungleichen Achse, als der größten, parallel zur Nervenlängsachse, sind die Dimensionen 8 zu 12, 6 zu 13 μ etc. In dem dem Ganglion der besagten Schnittreihe vorhergehenden linken Connectiv ist der Kern (Taf. 23 Fig. 1) $6^1/_2$ μ zu 14 μ. In den beiden LEYDIG'schen Zellen dieses Somits ist er, wie immer, kugelig, 12 μ groß. In den Ganglienzellenpacketen bildet er dagegen wieder ein Rotationsellipsoid, aber mit der kleinsten Achse als der ungleichen, welche radial gegen die centrale Fasermasse gerichtet ist. Die kleine Achse ist 12 μ, die großen Achsen 15 μ.

Und damit habe ich auch sämmtliche Stellen, wo die in Rede stehenden Kerne vorkommen, aufgezählt. In den peripherischen Nerven wollen wir sie vorläufig schlechthin Nervenkerne, in den Connectiven, wie wir es bereits gethan haben (bei *Aulastoma* bloß die eine Art der dort vorkommenden), Connectivkerne, in der centralen Fasermasse Mediankerne, in den Ganglienpacketen Packetkerne, endlich in den LEYDIG'schen Zellen, weil diese, bei *Hirudo* noch innerhalb der gemeinsamen Bindegewebsscheide, zwischen den beiden Nervenwurzeln rechts und links vom Ganglion liegen, Seitenkerne nennen und die zu ihnen gehörigen Zellen suchen und näher betrachten.

Nervenkerne in dem eben festgestellten Sinn kommen in allen peripherischen Nerven, sogar in ganz dünnen, welche der Dicke einer Nervenspindel entsprechen, vor. (Bei *Aulastoma* finde ich eine kleine Art von ihnen neben den specifischen Connectivkernen in

mehr peripherischer Lage auch in den Connectiven.) Sie sind in nicht großer Anzahl vorhanden. In einer Reihe von Präparaten[1] traf ich sogar an den Stellen, wo sich die längs getroffenen großen Nervenstämme gerade verästeln, in einem Gesichtsfeld bei 500facher Vergrößerung (apochrom. Objectiv 4, comp. Ocular 8 von Zeiss) selten mehr als drei bis vier Nervenkerne in der ganzen Schnittdicke von 10 μ.

Dass nicht jeder Nervenfaser, welche man z. B. in dem Querschnitt eines Nerven gesondert antrifft, ein besonderer Nervenkern entspricht, kann ich bestimmt behaupten. Dies folgt schon daraus, dass, wie wir sahen, nicht jede Nervenfaser in ihrem ganzen Verlauf ein anatomisch von ihren Nachbarn getrenntes Individuum ist. Ob aber die ganze Strecke der leitenden Bahnen vom Centrum bis zur Peripherie bei *Hirudo* durch Ausdehnung von einer Nervenspindel, als deren Zellkern wir eben den Nervenkern betrachten wollen, entstanden ist, darauf kann ich gegenwärtig noch nicht bestimmt antworten, selbst wenn ich von der bei Hirudineen wahrscheinlichsten Annahme ausgehe, dass jede Nervenspindel als Nervenzelle nur einen Kern enthält. Die Entscheidung dieser Frage stößt zunächst auf große technische Schwierigkeiten: man muss in einem mehrere Somite langen Körperstück die Nervenfasern eines jeden Nervenstammes vom Ganglion bis zur peripherischen Endausbreitung in einer lückenlosen, am besten frontalen Schnittreihe besonders verfolgen. Mit Geduld und Zeit — letztere von beiden fehlte mir bis jetzt — ließe sich dies zwar ausführen, aber dann stellt sich eine andere Schwierigkeit in den Weg, welche, auf gewissen früheren Entwicklungsstufen unseres Objectes vielleicht nicht vorhanden, im fertigen Organismus jedoch in der anatomischen Beschaffenheit der Nervenspindeln selbst begründet ist, wie wir gleich des Weiteren sehen werden.

b. Die Zellen, zu denen obige Kerne gehören.

Die Nervenkerne befinden sich immer im Lumen der Nervenfaser, inmitten der leitenden Primitivfibrillen, von diesen durch einen sich spindelförmig ausziehenden protoplasmatischen Hof getrennt. Nur in den sensorischen Schläuchen liegen sie seitlich, an die Wand gedrückt, zwischen dieser und dem weichen Inhalt des Schlauches,

[1] Der ganze Hautmuskelschlauch sammt Darmschlauch wurde durch einen bis in das Darmlumen dringenden Längsschnitt geöffnet, die ganze Körper- und Darmwand in möglichst unversehrtem Zusammenhang der Schichten flachgelegt, befestigt und, so fixirt, in eine frontale Serie von 10 μ dicken Schnitten zerlegt.

in welchem die leitenden Primitivfibrillen eingebettet sind. Die motorischen Fasern und die sensorischen Bündel weisen an der Stelle, wo sich in ihnen der Kern befindet, immer eine mehr oder weniger starke spindelförmige Verdickung auf. Die Verdickung entspricht gleichzeitig auch dem Stamme der Nervenspindel, die, gleich an dieser Stelle oder unweit davon, sich distad und proximad in Äste spaltet, die weiter selbst Nervenfasern darstellen und mit einander parallel verlaufen, bis der eine oder der andere von ihnen mit einem Zweig des Nerven aus diesem austritt.

Eine solche Stelle ist eben in Fig. 3 und 4 Taf. 24 abgebildet. Die Spindel, zu welcher wir den Nervenkern hier nicht nur in Betreff der Lage, sondern auch in histogenetischer Hinsicht zugehörig betrachten müssen, wenn wir diese Nervenkerne wirklich als Kerne von Nervenzellen auffassen dürfen, theilt sich innerhalb der Schnittdicke (10 μ) in proximaler Richtung in die Äste *a*, *b*, *c*, in distaler Richtung in *d*, *e*, *f*, *g*.

Derselbe Nervenstamm ist in der Schnittreihe unweit von dieser Stelle, distad davon, quer getroffen und in Fig. 5 Taf. 24 gezeichnet. In diesem Querschnitt entsprechen also mindestens vier motorische Nervenfasern der einen Nervenspindel und dem einen Kern von Fig. 3 und 4. Im Ganzen sind darin 48 Nervenfasern, nämlich drei große sensorische Schläuche, 22 motorische Fasern und 23 sensorische Bündel getroffen.

Allerdings sind im ganzen peripherischen Verlauf eines vorderen Nervenstammes, wie der hier betrachtete einer ist, ungefähr so viel Nervenkerne vorhanden. Genaue Zählungen, um bestimmte Zahlen angeben zu können, habe ich zwar nicht gemacht, aber schon nach meinen bisherigen orientirenden Zählungen glaube ich mich nicht sehr zu irren, wenn ich die Gesammtzahl der Nervenkerne im vorderen Nervenstamme und seinem Geäste in einem Mittelkörpersomit von *Hirudo* auf ungefähr 50 schätze. Wir sahen aber, dass mehrere Nervenfasern auf eine Nervenspindel kommen, und so scheint es auf den ersten Blick am einfachsten, anzunehmen, dass wenigstens gewisse Bahnen nicht durch die Ausdehnung einer Spindel von der Peripherie bis zum Centrum, sondern durch mehrere hinter einander liegende hergestellt worden sind. Besonders scheint dies für die sensorischen Bündel wahrscheinlich zu sein, da man in ihnen häufiger als in den motorischen Bahnen und in den sensorischen Schläuchen Nervenkerne zu Gesicht bekommt, denn dass sie auch in den zwei ersteren vorkommen, muss ich hier nochmals betonen, dass also auch

die motorischen Bahnen durch Nervenspindeln vom Centrum zur Peripherie fortgesetzt werden und nicht einfach aus dem Centrum herauswachsen. Nun stellt sich aber die Eingangs erwähnte Schwierigkeit der Entscheidung in den Weg.

Die neben einander verlaufenden Äste einer Nervenspindel können sich mit Nervenfasern, die Äste von anderen Nervenspindeln sind, dadurch vereinigen, dass sie eine gemeinsame Gliascheide erhalten. Aber auch wirkliche Anastomosen zwischen den Nervenspindeln kommen häufig vor. Es sind seltener quere Anastomosen oder schräge unter großem Winkel auf die Längsachsen der parallelen Spindeln. Meist sind die Brücken sehr in die Länge gezogen und bilden einen sehr geringen Winkel mit den Spindelachsen so, dass sie mit den übrigen beinahe parallele Nervenfasern darstellen. Nun kann diese Art und Weise der Verbindung dadurch entstanden sein, dass ursprünglich neben einander liegende Spindeln, die durch eine Queranastomose bereits verbunden waren, in der Längsachse des Nerven weit von einander verschoben wurden; sie können aber ebenso gut auch von Hause aus hinter einander gelegen haben. Einerlei, denn man kann im fertigen Organismus nicht nur das nicht entscheiden, zu welcher Nervenspindel von beiden die die Anastomose bildende Nervenfaser gehört, sondern noch weniger das, in welchem Grade sie an der Herstellung des leitenden Inhaltes, der Primitivfibrillen, der betreffenden Nervenfaser Theil genommen haben. Alle kann sie die eine Spindel producirt haben, und dann wurden sie erst secundär in den Zellleib der anderen eingeschlossen, oder es kann ein Theil von ihnen das Product von der einen, der andere von der anderen sein. Vielleicht ist aber jede einzelne Primitivfibrille, welche im fertigen Zustand wie ein ununterbrochener Draht vom Centrum zur Peripherie zu verfolgen ist, eine Strecke lang von der einen und weiter von der anderen Spindel differenzirt worden. Und dabei braucht man gar nicht an ein nachträgliches Zusammenlöthen der bereits fertigen Drahtstücke zu denken; in der einzig wahrscheinlichen Weise geht die Differenzirung der betreffenden Strecken einer Primitivfibrille in den hinter einander liegenden und protoplasmatisch bereits vereinigten Spindeln Hand in Hand mit der Vereinigung dieser Strecken zur einheitlichen Primitivfibrille vor sich. Endlich kann jene Anastomosenfaser Primitivfibrillen von allen drei Entstehungsweisen neben einander enthalten. Mir scheint sogar diese letzte Möglichkeit in vielen Fällen die wahrscheinlichste zu sein. Entscheiden werden dies auch entwicklungsgeschichtliche

Untersuchungen nur dann, wenn es uns gelungen ist, die leitenden Primitivfibrillen von ihrem ersten Erscheinen an in den Nervenzellen färberisch zu differenziren; das wäre aber die Lösung des im ersten Abschnitt schon betonten großen mikrotechnischen Problems, wovon wir leider noch weit entfernt sind.

Indessen müssen wir eine Beobachtung von gewisser Wichtigkeit für diese Frage schon jetzt erwähnen. Wenn wir die weitere peripherische Verästelung eines kleinen Nerven von der Stelle an, wo er nur aus einer Nervenfaser, aber aus dem Stamm von einer Nervenspindel besteht und dort eben noch einen Kern enthält, verfolgen, so finden wir in den sich allmählich sondernden weiteren Nervenfasern, die alle Äste jener einen Nervenspindel sind, keinen Nervenkern mehr. Dieser distale kernlose Theil der Nervenspindel kann eine eventuell ebenso lange oder noch längere leitende Bahn darstellen, als die Entfernung vom Kern, das heißt vom noch unverästelten Stamm der Spindel, bis zum Centrum. Daraus folgt natürlich noch keineswegs, dass auch die proximale Ergänzung der distal vom Kern ausgebreiteten Bahnen ebenfalls das Product von jener einen Nervenspindel sein müsse. Immerhin dürfte aber die Annahme a priori eine gewisse Wahrscheinlichkeit besitzen, dass der vom Kern oder Stamm gerechnete distale und proximale Theil der Nervenspindel sich gewissermaßen das Gleichgewicht halten. Wenn also eine Nervenspindel genügt, um in distaler Richtung eine so lange Bahn, so lange Primitivfibrillen zu produciren, so kann sie im Stande gewesen sein, dieselben Längen von Primitivfibrillen auch in proximaler Richtung für sich allein herzustellen. Dann könnte man auch die Thatsache, dass Nervenkerne in einem Nervenstamme und in seinem Verästelungsgebiete in sehr verschiedenen Höhen vorkommen, dadurch erklären, dass der Nervenkern eben in der Mitte zwischen den Endpunkten liegt, bis wohin die von der Spindel producirten Primitivfibrillen in beiden Richtungen reichen. Je näher z. B. ein solcher Endpunkt in distaler Richtung, oder je entfernter er in proximaler Richtung, etwa über das Ganglion hinaus, auf der anderen Seite des Somits oder in einem vorhergehenden, beziehungsweise folgenden Somit, liegt, um so höher im Nervenstamm, d. h. um so näher zum Ganglion, würde der betreffende Kern liegen, und umgekehrt. Dafür, dass der Kern in der That eine solche Mittellage besitzen könnte, spricht außer der Analogie von anderen Objecten — z. B. der Lage der Schwann'schen Kerne, die ich auch als Nervenkerne in dem hier besprochenen Sinne betrachten möchte, in der

Mitte zwischen zwei Ranvier'schen Einschnürungen — bei Hirudineen der Umstand, dass auch die Connectivkerne ungefähr in der Mitte zwischen zwei Ganglien des Bauchstranges liegen. Wo in jedem Connectiv zwei vorhanden sind, wie bei *Clepsine*, sind beide gleich weit von der Mitte des Connectivs entfernt, der eine caudad, der andere rostrad dem benachbarten Ganglion genähert.

Wie bekannt, schalten sich auch bei den Hirudineen an verschiedenen Stellen Ganglienzellen in den Verlauf der peripherischen Nerven ein. Diese sind bei *Hirudo* mit in die Neurilemmscheide des Nerven eingeschlossen und verursachen nur an einigen Stellen, namentlich an Gabelungspunkten des Stammes, eine geringe Verdickung. Sie sind nicht in die Richtung der Nervenfasern eingeschaltet, also spindelförmig bipolar, sondern, beinahe immer birnförmig und unipolar, ihnen seitlich angehängt. Eine oder mehr Primitivfibrillen der Nervenfaser lenken in den Stielfortsatz der Ganglienzelle ein, umspinnen oder umgittern in der weiter unten näher zu schildernden Weise ihren Körper, treten dann wieder in den Stielfortsatz ein und ziehen nach diesem Umweg in der Nervenfaser weiter. Im Wesentlichen geschieht hier mit diesen Primitivfibrillen dasselbe, wie in den Bauchganglien: eigentlich könnte man den ganzen Bauchstrang anatomisch als einen sehr dicken Nervenstamm auffassen, an welchem innerhalb der Neurilemmscheide angehäufte Ganglienzellen in regelmäßigen Abständen Verdickungen hervorrufen.

Könnten dann aber nicht auch unsere sogenannten Nervenkerne Kerne von Ganglienzellen sein, welche, bloß anstatt birnförmig und seitlich angehängt zu sein, spindelförmig und in die Verlaufsrichtung der Fasern eingeschaltet sind? Wäre dem nun auch so, so wären dies auch in sonstiger, histologischer Hinsicht anders beschaffene Ganglienzellen als die übrigen; a priori würde es mir ja gar nicht befremdend erscheinen, auf der phylogenetischen Stufe, wo sich die Hirudineen befinden, noch Zwischenformen zwischen den eigentlichen Ganglienzellen und den Nervenzellen anzutreffen.

Dem ist aber nicht so, denn wir haben im Verhalten der Primitivfibrillen den zwei Zellarten gegenüber einen fundamentalen Unterschied vor uns. Der Körper einer Ganglienzelle wird von den Primitivfibrillen, die in sie eintreten, in verschiedener Weise, aber stets umsponnen, durchwoben oder durchgittert. Am protoplasmatischen Hof der Nervenkerne dagegen ziehen die Primitivfibrillen immer einfach vorbei und wenn sie auch den Hof durchsetzen, so bilden sie dort nie irgend ein Geflecht oder Gitter. Im weiteren peripherischen

Verlauf der Nerven, sowohl der motorischen, als auch der sensorischen, treten, wie wir sehen werden, auch nicht birnförmige Ganglienzellen in den Weg der einzelnen Primitivfibrille. Eine solche Primitivfibrille tritt in die kleine, meist kugelige Ganglienzelle in meist radiärer Richtung ein, dringt bis mehr oder weniger nahe zum Kern vor, spaltet sich hier, die Äste spalten sich wieder, anastomosiren seitlich mit einander und hinter dem Kern vereinigen sie sich wieder sämmtlich zu einer einheitlichen Primitivfibrille, welche die Ganglienzelle an dem der Eintrittsstelle meist genau entgegengesetzten Pole in radiärer Richtung verlässt. So wird der Verlauf der Primitivfibrille von einer Gitterkugel unterbrochen, welche im Zellkörper der Ganglienzelle liegt und ihren Kern umgiebt, etwa wie in Fig. 7 und 13 Taf. 29, wo indessen der radiäre Ein- und Austritt der Primitivfibrille etwas modificirt ist. Zu dem Nervenkern habe ich sie nie in ähnlicher Beziehung gesehen.

Der protoplasmatische Hof der Nervenkerne ist auch bedeutend wasserreicher, viel loser als der Leib der Ganglienzelle, welcher sich demgemäß viel stärker tingirt. Deutlich differenzirte Gliafädchen sind darin nicht wahrzunehmen, wie in den Zellen der Central-, Packet- und Seitenkerne. Und dennoch müssen wir annehmen, dass auch die Gliascheide der peripherischen Nervenfasern von diesen Nervenzellen producirt wird. Natürlich ist die wesentlichste Aufgabe der letzteren die Production von leitenden Primitivfibrillen; dadurch ist aber nicht ausgeschlossen, dass sie nebenbei auch Gliasubstanz in Form von feinen Fädchen bilden. Ganglienzelle, Nervenzelle und Gliazelle sind drei Zellarten, welche phylogenetisch wohl auf eine und dieselbe ursprüngliche Zellform zurückzuführen sind, aus welcher sie sich in drei verschiedenen Richtungen differenzirt haben. Die Gliazellen könnten als Nervenzellen aufgefasst werden, welche die Fähigkeit, leitende Primitivfibrillen herzustellen, verloren, aber ihre andere ursprüngliche Fähigkeit, Stützsubstanz, Gliafädchen, zu bilden, um so mehr entwickelt haben. Dagegen dürften die Nervenzellen die Fähigkeit, Gliasubstanz zu bilden, in der Regel eingebüßt und die andere, die Production von leitenden Primitivfibrillen zu ihrer speciellen Aufgabe gemacht haben. Dass nun die Nervenzellen der Hirudineen in einem gewissen Stadium ihres Lebens auch Hüllsubstanz für die Fasern, die sie bilden, bereiten können, erscheint mir nicht merkwürdiger, als wenn eine Zelle neben einem specifischen Zellproduct auch eine deutlich ausgeprägte Zellmembran, d. h. noch ein anderes Protoplasmaproduct, zu liefern im Stande ist.

Nach dem oben Auseinandergesetzten bleibt uns auch nichts Anderes übrig, als die Zellen, welche wir, nachdem unsere Aufmerksamkeit durch die Anwesenheit von besonderen Kernen auf sie gerichtet wurde, aufgefunden und für Nervenzellen, Nervenspindeln, erklärt haben, gleichzeitig für die Bildner der Gliascheide der Nervenfasern zu halten. Die Gliafibrillen, welche, wie wir sahen, in eine homogene Grundsubstanz, vielleicht eine der Zellmembran entsprechende Grundmembran eingebettet, diese Scheide zusammensetzen, sind von den Bindegewebsfibrillen und überhaupt von der leimgebenden Substanz so verschieden, dass es unmöglich ist, ihre Production irgend welchen Bindegewebszellen zuzuschreiben, und außer den Ganglienzellen, deren Betheiligung an der Gliaproduction ebenfalls auszuschließen ist, kommen nur noch die beschriebenen Bindegewebs-, Lymph- und Muskelzellen und eben die Nervenzellen in den Nerven sammt ihrer Hülle überhaupt vor.

Aber ebenso gezwungen sind wir, dieselben Zellen in erster Linie für die Bildner der leitenden Primitivfibrillen zu halten, wenn wir die Production der letzteren nicht den Ganglienzellen oder Zellen, deren Kern und Somatoplasma im entwickelten Thier bereits verschwunden ist, zuschreiben wollen. Die principielle Unwahrscheinlichkeit der ersten Annahme, ich könnte sagen, ihre biologische Incompatibilität mit der Aufgabe der Ganglienzellen bei so hoch organisirten Thieren, wie schon den Hirudineen, habe ich bereits wiederholt aus einander gesetzt, und die embryologischen Befunde, welche ich zur Stütze meiner Auffassung anführen könnte, mitzutheilen, würde uns zu weit führen. Es ist mir ja, wie gesagt, vorläufig ganz gleichgültig, wenn man sie auch bloß als Hilfshypothese zur besseren Übersicht der histologischen Thatsachen, die ich schildere, betrachten will. Für die Annahme des Schwundes der Zellen, die die leitende Substanz producirt haben, finde ich bei Hirudineen keine Anhaltspunkte, wohl aber dafür, dass gewisse Zellen, die früher lediglich leitende Primitivfibrillen lieferten, im erwachsenen Thier nur noch Gliafibrillen bilden und so zu Gliazellen geworden sind.

Für Gliazellen in diesem Sinne halte ich die Zellen der provisorisch so genannten Central- und Packetkerne; dagegen dürften die Zellen der Seitenkerne gleichzeitig Bildner von Gliafibrillen und Neurofibrillen, und die der Connectivkerne vorwiegend Bildner von Neurofibrillen geblieben sein, obwohl letztere auch Gliafibrillen in größerer Menge als die Nervenzellen der Peripherie produciren. Alle

diese Zellen wurden bisher so falsch beschrieben und besonders so irrthümlich gedeutet, dass ich nicht umhin kann, zu versuchen, sie in ein richtigeres Licht zu stellen, zumal da ihre Kenntnis auch zum Verständnis unseres eigentlichen Gegenstandes unvermeidlich erscheint[1]).

Die Zellen der Connectivkerne können wir noch als Nervenzellen, als colossale Nervenspindeln, Connectivspindeln, welche mit ihren Ästen von einem Ganglion in das andere reichen, betrachten. Sie zerfallen rostrad und caudad vom Kerne in eine große Anzahl von Nervenfasern. Auch in der Höhe des Kernes bilden sie keine einfache Faser von mehr oder weniger rundem Querschnitt, wie die peripherischen Nervenspindeln, sondern sind durch radiäre Längsfurchen mehrfach eingekerbt, durch radiäre Gliasepten, die wir schon genau beschrieben haben, facettirt. In die Längsfurchen legen sich Gruppen von Nervenfasern (bei *Aulastoma* mit den oben erwähnten kleinen Nervenkernen) ein, die nicht von der betreffenden Connectivspindel erzeugt wurden, sondern, über die Ganglien hinausgewachsen, sich erst nachträglich der Connectivspindel des vorhergehenden oder folgenden Somits hinzugesellt haben und von der gemeinsamen Neurilemmscheide mit den Nervenfasern, in die die Connectivspindel

[1] Rohde allein hat alle vier Zellarten, die wir hier besprechen wollen, nämlich unsere Connectivzellen, die Leydig'schen Seitenzellen, die Sternzellen der Ganglienzellenpackete und die medianen Sternzellen bereits gesehen und bei *Aulastoma* beschrieben. Die Connectivzellen (seine Commissurenzellen) hält Rohde am ehesten für Ganglienzellen, die beiderlei Sternzellen (seine Stützzellen und Medianzellen) für Bildner der Stützfasern, welche aber im Wesentlichen identisch mit dem Spongioplasma von Nerv und Ganglienzelle sein sollen; über die Natur der Leydig'schen Zellen äußert er sich nicht. Die Leydig'sche Zelle von *Pontobdella* hält er für eine Ganglienzelle und homologisirt sie mit dem ersten accessorischen Ganglion des vorderen Nervenstammes von *Aulastoma*. Da er indessen absolut nichts von den leitenden Primitivfibrillen, überhaupt von Neurofibrillen wahrzunehmen im Stande war, so konnte er auch über die Natur besagter Zellen nicht mit Recht urtheilen. Desshalb kann ich mich nicht damit begnügen, auf seine in manchen Punkten ganz richtige Schilderung zu verweisen: an und für sich unbestreitbare Thatsachen erfahren bei ihm in Folge von mehreren Beobachtungsfehlern, insbesondere aber Beobachtungslücken, eine ganz falsche Deutung und eine unberechtigte Verwerthung für seine vorgefasste Idee vom Hyaloplasma, als dem eigentlich Nervösen. Übrigens werde ich mich mit seiner Arbeit (Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen. Zoologische Beiträge von A. Schneider, fortges. von E. Rohde. 3. Bd. 1890. Heft 1), welche ja die ausführlichste, obwohl im Grunde verkehrteste, Beschreibung des feineren Baues vom Hirudineen-Nervensystem ist, eingehender in der zweiten Mittheilung beschäftigen: erst dort will ich, wie gesagt, auch die Angaben von Anderen in Betreff meines Gegenstandes berücksichtigen.

selbst zerfallen ist, zu einem großen Nervenstamm zusammengefasst worden sind. Darin kann man im fertigen Zustande nicht mehr unterscheiden, was histogenetisch der Connectivspindel angehört und was von anderswo herkommt. Die Connectivspindel producirt nicht nur an ihrer Oberfläche peripherisch gelegene Gliafibrillen, wie die sonstigen Nervenspindeln, sondern auch der protoplasmatische Hof der Connectivkerne ist von einem Netzwerk von Gliafibrillen durchwoben, die in der näheren Umgebung des Kerns gelegentlich sehr fein, kaum wahrnehmbar sind oder ganz fehlen, gegen die beiden Enden und die Peripherie des Hofes indessen an Stärke und Zahl immer mehr zunehmen und schließlich in die die starken, radiären Balken der Septen zusammensetzenden Gliafibrillen auslaufen. Hier hebe ich es nochmals hervor, dass eine Verwechslung dieses Glianetzes mit dem leitenden Netz- oder Gitterwerk, wie es im Körper der Ganglienzellen charakteristisch vorkommt, in meinen Goldchloridserien ausgeschlossen ist. Je besser die Erhaltung der Gewebselemente in den Schnitten im Allgemeinen, um so weniger Färbung nehmen die Gliafibrillen und um so mehr die Neurofibrillen nach der Goldchloridtinction an. Letztere erscheinen, wie dünn sie auch sind, intensiv schwarz, wogegen erstere unter einer gewissen Dicke äußerst blass röthlich und schließlich kaum mehr wahrnehmbar sind bei einer Stärke, wo man Neurofibrillen noch mit Leichtigkeit verfolgen kann. Nach sorgfältiger Celloidineinbettung mag zwar ein dickerer Gliabalken auch ziemlich dunkel erscheinen, aber man ist dann stets im Stande, darin die einzelnen ihn zusammensetzenden feinen Fibrillen, die an und für sich hell sind, zu unterscheiden. Nach Paraffineinbettung werden sie zu einer einheitlich und daher viel dunkler aussehenden Faser zusammengepresst, in welchem Falle der Unterschied zwischen einer dicken Neurofibrille und einer dicken Gliafaser eventuell nicht auf den ersten Blick auffallen wird. Aber das Glianetz in den Zellen ist von dem leitenden Geflecht oder Gitter in den Ganglienzellen selbst dann sehr verschieden.

In den Zellen der Seitenkerne, den sogenannten Leydig'schen Zellen, treten die leitenden Primitivfibrillen noch mehr zurück, und das Glianetz gewinnt auch in der unmittelbaren Umgebung des Kernes die Oberhand. Die Leydig'schen Zellen befinden sich bei *Hirudo*, wie erwähnt und übrigens auch bekannt, je eine rechts und links dicht neben dem Ganglion innerhalb der gemeinsamen Neurilemmscheide desselben, zwischen den zwei Nervenstämmen, in der Regel etwas näher zum hinteren, ausgenommen die Anal- und

die hintersten Mittelkörpersomite, wo sie sich im Gegentheil meist dem vorderen Nervenstamm nähern. Die LEYDIG'sche Zelle etwa eines mittleren Mittelkörpersomits von *Hirudo* bildet in einem frontalen Schnitt durch ihren stets kugeligen Kern ein rechtwinkeliges Dreieck mit ungefähr gleichen, höchstens 40 μ langen Katheten, deren eine mit dem hinteren Nervenstamm parallel, die andere hart an der Neurilemmscheide rostrad gerichtet ist. Im Ganzen besitzt sie eine unregelmäßige Kegelform, deren Basis sich dem hinteren Nervenstamm mehr oder weniger eng anschmiegt. Die Spitze des Kegels ist in einen Fortsatz ausgezogen, in welchem ein Bündel von Gliafibrillen zum vorderen Nervenstamm zieht, zwischen den Nervenfasern desselben aus einander strahlt und mit den Fibrillen der Gliascheiden der letzteren in Verbindung tritt. Von der Basis des Kegels entspringen zwei solche Bündel von Gliafibrillen, welche in divergirender Richtung in den hinteren Nervenstamm eindringen. Das mehr laterale von beiden ist meist bedeutend stärker und gelegentlich allein vorhanden. Die Form der LEYDIG'schen Zellen kann übrigens je nach dem Contractionszustand des Thieres ziemlich verschieden sein.

Die Gliafibrillen in den Fortsätzen der LEYDIG'schen Zellen entspringen aus dem dichten Netzwerk, welches den ganzen Zellkörper durchdringt. Die Fäden dieses Netzes sind größtentheils sehr fein, nur in der oberflächlichen Zone des Zellkörpers ziehen in verschiedener Richtung einige sich verästelnde stärkere Gliafibrillen, die sich in das innere, feinere Netzwerk auflösen. Die LEYDIG'sche Zelle wird auch von einer geringeren Anzahl leitender Primitivfibrillen durchsetzt, die sich dort kreuzen, aber nie verästeln und nie zu einem Gitter, wie in den Ganglienzellen, werden können. Sie treten aus dem Ganglion in den einen Nervenstamm ein und dann von diesem durch die LEYDIG'sche Zelle in den anderen, wo sie weiter gegen die Peripherie ziehen; übrigens ist es auch möglich, dass sie sich auf diesem Weg von der Peripherie in die Ganglienzelle begeben. In beiden Fällen dringen sie erst secundär in die LEYDIG'sche Zelle ein; oder aber sie werden zum Theil, vielleicht auch alle, von der LEYDIG'schen Zelle als Nervenzelle producirt und wachsen aus dieser in beiden Richtungen heraus, was im entwickelten Zustande natürlich nicht zu entscheiden ist.

Desshalb ist es auch nicht zu entscheiden, ob der LEYDIG'schen Zelle des entwickelten Thieres neben der Gliaproduction auch die Rolle der Nervenzelle zuzuschreiben sei. Eine Ganglienzelle ist sie aber sicher nicht, ebenso wenig, wie die Connectivspindeln und

die noch zu beschreibenden Zellen in den Ganglien. Ihr Protoplasma ist viel wasserreicher, viel weniger compact, als das der Ganglienzellen; nie ist in ihr, wie gesagt, auch nur eine Spur jenes für die Ganglienzellen so charakteristischen leitenden Gitters oder Geflechtes wahrzunehmen, dagegen ist sie von dem beschriebenen Glianetze durchwoben, wovon man wieder im Somatoplasma der Ganglienzelle, ausgenommen höchstens eine peripherische Zone davon, nichts findet. Diese ist nur äußerlich von einem Gliageflechte umgeben, welches sich allerdings, wie namentlich bei *Aulastoma*, mehr oder weniger tief in die peripherische Zellkörperzone einsenken kann. Außerdem sind auch im mikrotechnischen Verhalten große Unterschiede vorhanden. Vom Methylenblau behalten die Leydig'schen Zellen, ebenso wie die Connectivspindeln und die peripherischen Nervenspindeln gerade in den Präparaten nichts, welche in Betreff der Tinction der Ganglienzellen und der leitenden Primitivfibrillen am besten gelungen sind. In den in dieser Beziehung weniger gelungenen Präparaten ist die Leydig'sche Zelle meist durch eingelagertes, grünlich blaues oder violettes Methylenblaupräcipitat angedeutet, und gleichzeitig bekommt man in derselben Weise auch die Connectivspindeln und die peripherischen Nervenspindeln (in der Regel mit nicht tingirten Zellkernen) zu Gesicht. Wenn endlich unter gewissen Bedingungen die von mir so genannte inverse Methylenblautinction erfolgt, und das Präparat zum Studium der leitenden Bahnen gar nicht zu brauchen ist, dann treten diese drei Zellarten mit gefärbtem Kern und Protoplasma am schönsten hervor. Die Gliafibrillen bleiben aber auch dann ungefärbt.

Die noch zu beschreibenden zweierlei Zellen verhalten sich dem Methylenblau gegenüber genau so, wie die bereits beschriebenen, da sie ja im entwickelten Zustande als ausschließliche Gliazellen zu betrachten sind. Die Zellen der Packetkerne wollen wir Sternzellen der Ganglienzellenpackete, die der Mediankerne mediane Sternzellen nennen, weil sie einen ungefähr kugeligen, beziehungsweise halbkugeligen Zellleib besitzen, von welchem in verschiedener Richtung sich weiter verästelnde Bündel von Gliafibrillen oder dickere Gliafasern ausstrahlen.

Jedes Ganglienzellenpacket enthält eine Sternzelle, und demnach sind in jedem Bauchganglion im Ganzen sechs solche vorhanden. Sie liegen ungefähr im Mittelpunkt der betreffenden Gruppe von Ganglienzellen, etwas näher zur centralen Fasermasse als zum Scheitelpunkt des gewölbten Packets. Ihr Zellkörper ist verhältnis-

mäßig klein, in der Regel abgerundet, ziemlich scharf begrenzt, von höchstens 25 μ Durchmesser. Das Somatoplasma ist viel compacter als das der LEYDIG'schen Zellen und färbt sich desshalb in den Schnitten mit Goldchlorid viel intensiver. Das Glianetz im Zellleib ist sehr wenig auffällig, aber der eigentliche, wie gesagt, meist scharf contourirte protoplasmatische Zellkörper ist von einer nach außen nicht scharf begrenzten Zone umgeben, welche aus einem Geflecht von feinen Gliafibrillen besteht. Aus dieser Zone entspringen mit nicht breiter Basis schlanke und lange radiäre Fortsätze. Bei frontaler Ansicht des Ganglienzellenpackets, die man von den zwei medianen Packeten in frontalen, von den vier seitlichen in sagittalen Schnitten bekommt, sieht man in einer den Kern diametral treffenden Schnittebene 6 bis 8 solche Radiärfortsätze, bei sagittaler Ansicht des Ganglienpackets 3 bis 4. Jeder Fortsatz besteht aus einem Bündel von größtentheils sehr feinen und einigen etwas stärkeren Gliafibrillen. Sie haben einen geraden oder gebogenen, bloß in Folge von Schrumpfung geschlängelt erscheinenden Verlauf; sie verästeln sich dichotomisch wiederholt und gelangen so, zum Theil aber auch direct, entweder zu den Ganglienzellen oder zur Membrana propria des Packets. Die Ganglienzelle umgeben sie mit einer äußeren Zone von sich verflechtenden Gliafibrillen. Den Ursprung der inneren, dem Zellkörper eng anliegenden Gliahülle der Ganglienzellen, nämlich dass sie vom Gliagewebe der centralen Fasermasse stammt, aus dem eine Anzahl von Gliafibrillen den Stielfortsatz der Ganglienzelle begleiten, umweben und sich in Form eines mehr oder weniger dichten Geflechtes auch auf deren Körper ausbreiten, haben wir schon aus einander gesetzt. Die Gliafibrillen, welche von der Sternzelle zur Membrana propria des Packets gelangen, gehen in das Gefüge derselben ein. Von den Fortsätzen der Sternzelle werden, wie gesagt, direct oder indirect, sämmtliche in dem betreffenden Packet befindliche Ganglienzellen, so wie auch deren Stielfortsätze erreicht und umsponnen, und es giebt innerhalb der Membrana propria zwischen den Ganglienzellen außer diesen Gliafibrillen der Sternzelle (und den Leukocyten) überhaupt keine präformirten Structurelemente, abgesehen von einigen leitenden Primitivfibrillen, die besagten Zwischenraum durchsetzen. Selbe sind meist sehr dünn und schwer zu verfolgen. Die auffälligsten von ihnen durchsetzen gelegentlich die Sternzelle, meist tangiren oder umgehen sie aber bloß deren Körper. Sie kommen seitlich aus dem Körper oder dem Stielfortsatze gewisser Ganglienzellen, bevor der Fortsatz

die centrale Fasermasse erreicht hat, treten in den Körper oder Stielfortsatz einer anderen Ganglienzelle ein und gerathen in jene nicht sehr innige Verbindung mit der Sternzelle wahrscheinlich bloß dadurch, dass letztere ihnen in den Weg wächst.

Morphologisch etwas verschieden, aber von derselben Bedeutung, wie die Sternzellen der Ganglienzellenpackete, sind die medianen Sternzellen. So wie erstere für die Ganglienzellenpackete, liefern letztere lediglich für die centrale Fasermasse Gliasubstanz, die sie mit ihren verästelten Fortsätzen in jeder Richtung durchziehen. Sie liegen aber nicht in der centralen Fasermasse, sondern in deren ventralen medianen Längsfurche, zwischen ihr und dem vorderen, beziehungsweise hinteren Ganglienzellenpacket. Es giebt nämlich in jedem Bauchganglion bloß zwei: die eine liegt unter der rostralen, die andere unter der caudalen Quercommissur der centralen Fasermasse, welche die vordere und hintere Begrenzung einer trichterförmigen Einsenkung in der Fasermasse bilden[1]. Dicht unter dem Fibrillenbündel des Faivre'schen Nerven, also ventrad davon, schmiegen sie sich der centralen Fasermasse eng an und dringen mit ihren Fortsätzen in sie ein.

Die medianen Sternzellen wurden wiederholt als Ganglienzellen, »große mediane multipolare Ganglienzellen« beschrieben, gelegentlich aber auch ganz übersehen, und dann wurden an ihrer Stelle als die großen medianen Ganglienzellen früherer Autoren wirklich Ganglienzellen, die zwei colossalen Ganglienzellen im vorderen Medianpacket, behandelt. Dass sie in der That keine Ganglienzellen, sondern, wenigstens im entwickelten Zustand des Thieres, Gliazellen sind, beweisen dieselben Gründe, die wir schon bei der Besprechung der Leydig'schen Zellen geltend gemacht haben. Morphologisch stehen sie diesen auch näher, als den Sternzellen der Packete. Natürlich sind sie auch keine Muskelzellen. Dies halte ich desshalb

[1] Diese Einsenkung geht von der ventralen Fläche der Fasermasse, von der erwähnten medianen Längsfurche aus und durchbohrt die Fasermasse, sich in dorsaler Richtung bis auf eine kleine Öffnung verengend, in der Mitte. Sie ist von den dorsad gerichteten Fortsätzen von Ganglienzellen des vorderen und hinteren Medianpackets gefüllt und longitudinal überbrückt von den durchgehenden Neurofibrillen des Faivre'schen Nerven, welcher die Ganglienzellenfortsätze, die noch nicht in die centrale Fasermasse eingelenkt haben, rechts und links bei Seite schiebt. Zuletzt bleiben im Trichter nur die Fortsätze der zwei größten Ganglienzellen des vorderen Medianpackets, und schließlich wird die enge, dorsale Öffnung des Trichters von dem Fortsatz der vorderen der beiden großen Ganglienzellen eingenommen und versperrt.

für nothwendig hervorzuheben, weil gerade über den Ganglien in der gemeinsamen Neurilemmscheide auch mehr oder weniger sternförmige Muskelzellen vorkommen. So sind sie besonders in der Neurilemmhülle der Unterschlundgruppe; in der der Bauchganglien sind sie mehr bandartig, aber schon unweit vom Kern verästelt und mit einander anastomosirend. Sie liegen, wie erwähnt, im Medianfelde, in und über der dorsalen Längsfurche, die die rechte und linke Hälfte der centralen Fasermasse von einander trennt. Im ventralen Medianfelde, unter der centralen Fasermasse, wo die Sternzellen liegen, giebt es keine. Retzius beschreibt sie in seinen Methylenblaupräparaten, da sie sehr oft Methylenblautinction annehmen, als eigenthümliche Medianzellen oder Medianfasern und ist geneigt, sie für Ganglienzellen (in seiner Terminologie Nervenzellen), beziehungsweise Nervenfasern zu halten. Von unseren medianen Sternzellen sind sie himmelweit verschieden; ihre Fortsätze dringen nie in die centrale Fasermasse ein, und überhaupt ist ihr Ausbreitungsbezirk auf die Dicke der Neurilemmscheide begrenzt, wogegen die Sternzellen nicht in der Neurilemmscheide, sondern innerhalb dieser liegen, in jene ventrale Längsfurche der centralen Fasermasse eingesenkt sind und ihre reich verzweigten Fortsätze lediglich in dieser ausbreiten, diese mit ihnen ganz durchdringen.

Die medianen Sternzellen besitzen eine ziemlich symmetrische Form, und ihr Kern liegt meist ganz genau in der Medianlinie selbst. In der Frontalansicht ist ihr Körper oft mehr viereckig, als eigentlich sternförmig; ihr diagonaler Durchmesser ist bei dieser Ansicht 60—80 μ, sie sind also viel größer, als die Sternzellen der Packete und auch größer als die Leydig'schen Zellen. Fortsätze gehen nicht nur von den Ecken, sondern auch von den Seiten des Vierecks mehrere ab. Sie sind dicker als die der Sternzellen der Ganglienzellenpackete und entspringen mit breiterer Basis. Sie verästeln sich bald wiederholt dichotomisch oder auch seitlich, und die Zweige, welche in jeder Richtung die ganze centrale Fasermasse durchdringen, spalten sich schließlich in einzelne Gliafibrillen, die aus einander strahlen, auf die Oberfläche der Fasermasse umbiegen und dort zur Bildung der oberflächlichen Gliazone beitragen. Andererseits erreichen aber einzelne Fortsätze die Membrana propria der Ganglienpackete, und ihre Fibrillen dringen von außen in das Gewebe derselben ein. An der Bildung der Membrana propria nehmen also neben den Sternzellen der Packete auch die medianen Sternzellen Theil.

Das Protoplasma der medianen Sternzellen ist ebenso wasser-

reich und wenig tingirbar, wie das der Leydig'schen Zellen, und eben so bis zum Kern ganz von einem schönen Glianetz durchwoben, dessen einzelne Fäden stärker und auffälliger sind. Die in den Fortsätzen vereinigten Gliafibrillen entspringen auch hier aus diesem Netz. Einzelne leitende Primitivfibrillen durchsetzen sie in verschiedener Richtung, sind aber möglicherweise ebenfalls bloß secundär in diese Verbindung mit ihnen getreten.

c. Die Nerven- und Gliazellen bei anderen Hirudineen und Wirbellosen.

Wir wollen nun die im Obigen bei *Hirudo*, als Typus der Gnathobdelliden, eingehend beschriebenen Nerven- und Gliazellen bei der anderen Hirudineenordnung kurz besprechen. Zum Repräsentanten der Rhynchobdelliden wählen wir als besonders günstiges Untersuchungsobject *Pontobdella*.

Die Connectivspindeln, die Leydig'schen Zellen, die Sternzellen der Ganglienzellenpackete und die medianen Sternzellen treffen wir bei *Pontobdella* in derselben Anzahl und, mit Ausnahme der Leydig-schen Zellen, auch in derselben Lage an, wie bei *Hirudo*. Peripherische Nervenspindeln, durch Nervenkerne angedeutet, sind in geringerer Anzahl und anders angeordnet vorhanden. Die Leydig'schen Zellen liegen, wie bekannt, bei *Pontobdella* entfernt vom Ganglion, in einem mittelgroßen, vollgesogenen Thier (von 13—15 mm Länge in mäßig gedehntem Zustand) bis zu 1 mm weit davon, ebenfalls seitlich, aber etwas nach hinten, natürlich schon außerhalb der gemeinsamen Neurilemmhülle der Ganglienzellenpackete, zwischen den divergirenden Haupt-Nervenstämmen, welche meist mit einer gemeinsamen Wurzel vom Ganglion entspringen.

Alle diese Zellen sind bei *Pontobdella* absolut, und ihre Kerne auch relativ zum Volum der Zelle, viel größer als bei *Hirudo*. Ich will, um mich kurz zu fassen, bloß bei der Leydig'schen Zelle die Dimensionen angeben. Sie ist mehr oder weniger kugelig, oft aber dreiachsig ellipsoidisch, im ersteren Fall von etwa 200 μ Durchmesser im Mittelkörper des mittelgroßen Thieres, ihr Kern ebenfalls kugelig, von nahezu 150 μ Durchmesser. In ähnlichem Grade überwiegen an Größe auch die anderen Zellen und ihre Kerne die von *Hirudo*. Der Zellkörper ist nur bei den Leydig'schen Zellen scharf umschrieben, bei den übrigen ist die Grenze des protoplasmatischen Zellleibs gegenüber der Gliazone, in welche er übergeht, in meinen Präparaten nicht genau zu bestimmen, und die Gliazone strahlt allseitig

Gliafibrillen aus. Die Form des Zellkerns ist wie bei den entprechenden Zellen von *Hirudo*: also in den LEYDIG'schen Zellen und in beiderlei Sternzellen ungefähr kugelig, in den Connectivspindeln und in den peripherischen Nervenspindeln zweiachsig ellipsoidisch, mit mehr oder weniger großem Unterschied zwischen den Achsen.

Die natürliche Form dieser Kerne ist aber an fixirten Präparaten unmöglich ganz genau zu bestimmen. Durch die meisten gebräuchlichen Fixirungsmittel wird sie sehr stark verändert, und diese Verunstaltung durch die weiteren Proceduren der Einbettung oder der Färbung noch vermehrt. Ich habe bis jetzt keine Fixirungsmethode gefunden, welche diese Kerne ganz so, wie sie während des Lebens sind, erhalten würde. Schon das beginnende Absterben der Zelle verursacht Veränderungen der Form. Man muss sie desshalb zu diesem Zwecke ganz lebensfrisch untersuchen, wofür ja die Verhältnisse gerade bei *Pontobdella*, namentlich bei vollgesogenen größeren Individuen außerordentlich günstig sind. Wir sehen diese Kerne bei verschiedenen Autoren in den abenteuerlichsten Formen abgebildet und diese Formen als der Natur entsprechend behandelt. Dasselbe gilt übrigens in etwas geringerem Grade auch von den Kernen der Ganglienzellen, ja gewissermaßen sogar von denen der Muskelzellen von *Pontobdella*. Die Ursache davon liegt in der eigenthümlichen Beschaffenheit jener Kerne. Sie stellen sehr große und sehr dünnwandige prallgefüllte Blasen dar, mit sehr wenig präformirter innerer Structur, deren genaue Natur während des Lebens eigentlich gar nicht zu bestimmen ist. Ein stark brechendes, loses Balkenwerk und eine gewisse Quantität von Körnchen tritt im Inneren des Kernes erst dann auf, wenn auch die äußere Form sich zu verändern anfängt. Einen deutlich ausgeprägten, einheitlichen achromatischen Nucleolus, welcher bei *Hirudo* stets so auffallend ist, vermissen wir bei ihnen.

Verhältnisse, die denen bei *Hirudo* gegenüber besonders erwähnenswerth sind, finden wir bloß bei den LEYDIG'schen Zellen von *Pontobdella*, welche engere Beziehungen zu den leitenden Primitivfibrillen als bei *Hirudo* aufweisen. Diese Verhältnisse sind etwas complicirt, ich will auf ihre Beschreibung auch nicht eingehen, da sie zu kennen für das Verständnis der in diesem Artikel erörterten Fragen nicht unumgänglich nothwendig ist.

Auch bei anderen Wirbellosen, von welchen ich in dieser Hinsicht besonders *Lumbricus* eingehender bearbeitet habe, finden wir ähnlich wie bei *Hirudo* beschaffene Nervenzellen und eine im Wesent-

lichen ebenso angeordnete Glia. Da principielle Unterschiede nicht vorhanden sind, so will ich dem Leser nähere Angaben über sie ersparen und bloß von den Nervenzellen von *Lumbricus* so viel erwähnen, dass sie etwas zahlreicher als bei *Hirudo* vorhanden, aber mehr auf gewisse Stellen der Nerven localisirt sind. Sie sind auch auffälliger, da ihr Zellkörper compacter und stärker tingirbar und auch ihr Kern chromatinreicher ist. Letzterer ist nicht überall gleich groß; manche sind etwas größer, manche kleiner als bei *Hirudo* und sie sind meist länglicher. Die Gliazellen im Centralnervensystem sind ebenfalls zahlreicher, aber viel kleiner. Nervenzellen bei *Lumbricus* sind in Fig. 9 Taf. 24 angedeutet, ihr Kern ist mit *knz* bezeichnet.

C. Die Ganglienzellen: ihre anatomischen Beziehungen zu den leitenden Primitivfibrillen und zu einander.

Wir haben im Obigen bereits sämmtliche Structurelemente des peripherischen und centralen Nervensystems besprochen, ausgenommen die Ganglienzellen selbst. Diese müssen der Gegenstand einer besonderen, eingehenden Besprechung sein, da meine Untersuchungen bisher gar nicht geahnte, ganz überraschende Thatsachen an ihnen aufgedeckt haben.

Die grundlegende These, welche bewiesen werden soll, ist kurz gefasst die folgende: leitende Primitivfibrillen dringen in das Somatoplasma der Ganglienzelle ein, und ebenso viele Elementarfibrillen, wie in den eintretenden Primitivfibrillen enthalten sind, verlassen wieder, meist anders gruppirt, die Ganglienzelle in den Primitivfibrillen, die aus ihr heraustreten, nachdem sie sich im Zellkörper zu einem leitenden Geflechte oder Gitter ausgebreitet haben, in welchem ihre Umgruppirung erfolgt. Eine Endigung oder ein Anfang, etwa eine Auflösung der Neurofibrillen im Somatoplasma, findet in der Ganglienzelle nicht statt, irgend welche Verbindung der Neurofibrillen mit dem Zellkern ist auch nicht vorhanden.

Diese Thatsache könnte man als allgemeines Gesetz noch kürzer auch so formuliren: der ununterbrochene Verlauf der zu mehr oder weniger starken Primitivfibrillen vereinigten leitenden Elementarfibrillen geht stets durch ein oder mehrere Ganglienzellen, in denen sie zeitweilig aus einander

weichen und in deren Somatoplasma sie ein leitendes Geflecht oder Gitter bilden.

a. Zahl, Größe und anatomische Beschaffenheit der Ganglienzellen von *Hirudo*.

Auch bei der Demonstrirung dieser Thatsache wollen wir von den Verhältnissen bei *Hirudo* ausgehen. Wir schicken einige Angaben über Zahl, Größe und anatomische Beschaffenheit der Ganglienzellen von *Hirudo* voraus.

Die Ganglienzellen des Bauchstranges der Hirudineen überhaupt sind, wie ich es zuerst als allgemeinen Charakter der Classe festgestellt habe, in jedem Bauchganglion auf sechs Gruppen, sechs Ganglienzellenpackete, wie ich sie nenne, vertheilt. Dass jede Gruppe eine gemeinsame Membrana propria aus Gliafibrillen besitzt, habe ich im Obigen schon dargethan. Die einzelnen Packete bezeichne ich mit Angabe ihrer Lage im Bauchganglion folgendermaßen: vorderes und hinteres Seitenpacket links (*gkllro* und *gkllca*), vorderes und hinteres Medianpacket (*gkmro* und *gkmca*), vorderes und hinteres Seitenpacket rechts (*gklrro* und *gklrca*: vgl. Fig. 1 Taf. 24, einen frontalen Schnitt. Bei ventraler Ansicht sind die vorderen Seitenpackete etwas von dem vorderen, die hinteren Seitenpackete zum größten Theil vom hinteren Medianpacket verdeckt). Die linken Packete sind in Betreff der Zahl, Anordnung und Beschaffenheit des größten Theiles der Ganglienzellen, die sie enthalten, und zwar sämmtlicher Ganglienzellen, die constant in jedem Ganglion eines jeden Individuums vorkommen, das genaue Gegenbild der entsprechenden rechten. Sie sind es, wenn keine störenden Einflüsse die gleiche Tinction verhindern, sogar in ihrem Verhalten gegen Methylenblau: wenn eine constante Ganglienzelle des vorderen linken Seitenpackets Färbung angenommen hat, so nimmt auch die entsprechende Ganglienzelle des vorderen rechten Seitenpackets sammt allen ihren Fortsätzen dieselbe Färbung an. Diese Erscheinung ist in dem in Fig. 1 Taf. 26 abgebildeten Präparat, einem vorsichtig etwas plattgedrückten Mittelkörperganglion, wo vorherrschend die Ganglienzellen der Seitenpackete Tinction angenommen haben, sehr schön zu sehen. Die correspondirenden Ganglienzellen besonders zu bezeichnen habe ich unterlassen, um das Bild nicht sehr vollschreiben zu müssen; aber die Gleichheit der rechten und linken Hälfte des Bildes fällt auch so genug auf. Von den Zellen der Medianpackete, *gkmro* und *gkmca*, ist hier bloß ein kleiner Theil tingirt. Mit dem vorderen

Medianpacket ist ursprünglich das hintere Medianpacket symmetrisch; beide werden secundär in das Mittelfeld verschoben. Aber unabhängig von der im Großen und Ganzen dauernd verbleibenden ursprünglichen Symmetrie ist sowohl im vorderen als auch im hinteren Medianpacket eine secundäre Symmetrie entstanden zwischen den Ganglienzellen, die in ihnen rechts und links von der Medianlinie liegen, obwohl Verschiebungen gewisser Ganglienzellen während ihres Wachsthums diese secundäre Symmetrie zu verbergen suchen. So befinden sich die zwei colossalen Ganglienzellen des vorderen Medianpackets, welche in Fig. 1 Taf. 26 in Folge ihrer unvollkommenen Tinction, die ihnen diese Farbe verliehen hat, grünlichblau und ohne Fortsatz gezeichnet sind, nie in derselben Höhe neben einander, sondern stets hinter einander, die vordere beinahe immer genau in der Medianlinie, die hintere meist etwas rechts davon. (Im Präparat von Fig. 1 Taf. 26 wurden sie beim Plattdrücken des Ganglions aus ihrer natürlichen Lage verschoben.)

Im hinteren Medianpacket sieht man constant (aber vom Methylenblau nicht immer, bloß häufig tingirt) in der Mittellinie eine mittelgroße unpaare Ganglienzelle, statt deren im vorderen Medianpacket zwei etwas kleinere symmetrisch gelagerte vorkommen. Diese auch in anderer Hinsicht sehr interessante unpaare Ganglienzelle ist in den Fig. 7 Taf. 25, 2 Taf. 26 und 3 Taf. 27 abgebildet, in Fig. 4 Taf. 26 nur angedeutet. Die Thatsache, dass gewisse Ganglienzellen durch zwei kleinere vertreten sein können, so die unpaare Medianzelle des hinteren Medianpackets durch zwei im vorderen, ist die hauptsächliche Ursache, wesshalb man in den correspondirenden Packeten der rechten und linken Seite nur selten die gleiche Anzahl von Ganglienzellen findet. Daneben fällt das Vorhandensein von inconstanten Ganglienzellen, die stets zur kleinsten Sorte gehören, nur ganz wenig ins Gewicht. Immer auffallend ist dieser Unterschied zwischen dem vorderen und hinteren Medianpacket: ersteres enthält größere Ganglienzellen in geringerer, letzteres kleinere in größerer Anzahl. Ein ebenso großer Unterschied kann aber gelegentlich auch zwischen entsprechenden Seitenpacketen vorkommen.

Ich habe Zählungen in mehreren Ganglien desselben Thieres und von verschiedenen, zum Theil gleich, zum Theil verschieden alten Individuen von *Hirudo* gemacht. Hier will ich bloß von zwei Zählungen die Resultate erwähnen. Das eine Thier war etwas unter, das andere etwas über mittelgroß. Die Zahlen beziehen sich auf ein Mittelkörperganglion.

Beim größeren Thier:

Im	vorderen	Medianpacket	 42	Ganglienzellen.
»	hinteren	»	 54	»
»	vorderen	Seitenpacket links	. . 76	»
»	»	» rechts	. . . 67	»
»	hinteren	» links	. . . 68	»
»	»	» rechts	. . . 71	»
		Im ganzen Ganglion	378	Ganglienzellen.

Beim kleineren Thier:

Im	vorderen	Medianpacket	 52	Ganglienzellen.
»	hinteren	»	 58	»
»	vorderen	Seitenpacket links	. . 54	»
»	»	» rechts	. . . 67	»
»	hinteren	» links	. . . 76	»
»	»	» rechts	. . . 76	»
		Im ganzen Ganglion	383	Ganglienzellen.

Wie wir sehen, ist die Zahl der Ganglienzellen ziemlich gleich, etwas größer gerade beim kleineren Thier. Beide Zählungen wurden an Serien von genau frontalen Schnitten von 10 μ Dicke ausgeführt; andere Schnittrichtungen und andere Schnittdicken erwiesen sich als weniger günstig. Mir kam die Thatsache zur Hilfe, dass die Kerne der Ganglienzellen stets einen und zwar sehr intensiv tingirbaren, seitlich an die Kernmembran gedrückten Nucleolus enthalten. Da ich jede Ganglienzelle erst in dem Schnitt zählte, wo ihr Nucleolus erschien, und das Bild jeder Ganglienzelle in den benachbarten Schnitten noch besonders verglich, damit auch die an und für sich zwar unwahrscheinliche Möglichkeit, dass der in den kleinen, allein Schwierigkeit verursachenden Ganglienzellen nie über 1 μ große Nucleolus, vom Messer gerade getroffen, auf zwei neben einander liegende Schnitte vertheilt sei, keinen Irrthum verursache, so glaube ich meine Zählungen als genau betrachten zu dürfen.

Ich kann sagen, dass die Zahl der Ganglienzellen eines Mittelkörperganglions nicht unter 350 bleibt und nicht über 400 steigt, einerlei, ob man kleine, gestreckt vielleicht 5 cm lange, oder große, etwa 15 cm lange Thiere nimmt. Außerdem finde ich in meinen ziemlich zahlreichen Präparaten von verschieden alten Individuen im Centralnervensystem weder in Theilung begriffene Ganglienzellen, noch Zellen, welche als noch unentwickelte, noch nicht functionirende Reserveganglienzellen angesehen werden könnten

Aus Alledem geht wohl deutlich hervor, dass bei *Hirudo*, und dasselbe glaube ich für die Hirudineen überhaupt annehmen zu dürfen, eine postembryonale Vermehrung oder ein solcher Ersatz von Ganglienzellen, wenn sie überhaupt vorkommen, keine Rolle spielt. Von einer regen Vermehrung der Ganglienzellen während des postembryonalen Lebens, welche nach Rohde bei verschiedenen Wirbellosen stattfinden soll, mir aber höchst unwahrscheinlich vorkommt, kann bei Hirudineen gar keine Rede sein.

Was nun die Größe der Ganglienzellen betrifft, so können diese im Bauchstrang in vier Kategorien getheilt werden, nämlich die der colossalen, großen, mittelgroßen und kleinen Ganglienzellen. Von colossalen giebt es bloß zwei in jedem Packet; unter ihnen zeichnen sich die des vorderen Medianpackets durch besondere Größe aus. Der Durchmesser ihres stets rundlichen Zellkörpers ist bei mittelgroßen Thieren 80—90 μ. Sie sind die eigentlichen colossalen Ganglienzellen mancher Autoren und wurden, wie gesagt, gelegentlich mit den medianen Sternzellen verwechselt. Die Ganglienzellen von dieser Kategorie stehen in den anderen Packeten in Betreff ihrer Größe nicht so unvermittelt zwischen den übrigen Ganglienzellen des Packets da: ihr Durchmesser ist in allen Packeten 50—60 μ. Da bei den Hirudineen sämmtliche Ganglienzellen birnförmig sind, obwohl sie auch außer dem Stielfortsatze Fortsätze besitzen können, und ihr Körper ziemlich kugelig ist, so kann ihre Größe durch Angabe eines Durchmessers bestimmt werden. Dieser ist bei den großen Ganglienzellen in allen 6 Packeten 40—50, bei den mittelgroßen 30—40, bei den kleinen 15—30 μ.

Um das Verhältnis der Größe der Ganglienzellen zu der Körpergröße des Thieres festzustellen, habe ich bis jetzt zwar keine genauen Vergleiche vorgenommen, so viel kann ich indessen jetzt schon behaupten, dass die Ganglienzellen nicht in Proportion mit dem Gesammtkörper wachsen und dass sie in kleinen Thieren verhältnismäßig größer sind, als in großen Thieren. Demnach kann man nicht sagen, dass die mangelnde Zunahme der Zahl der Ganglienzellen durch die Vergrößerung der letzteren irgendwie compensirt wäre.

Sämmtliche Ganglienzellen des Bauchstranges von *Hirudo*, sowie der Hirudineen überhaupt, sind birnförmig, obwohl gewisse Zellen außer dem Stielfortsatze auch direct vom Körper an verschiedenen Stellen ausgehende Nebenfortsätze besitzen können. Letztere gehen aber so unvermittelt mit so dünner Basis vom Zellkörper ab, dass

sie nie eine Spindel- oder Sternform desselben verursachen können. Sogar der Stielfortsatz geht ziemlich unvermittelt ab, so dass eine stärkere Verjüngung des meist kugeligen Zellkörpers gegen den Fortsatz zu nur seltener vorkommt. Übrigens trennt auch in Betreff der feineren Structur eine meist scharfe Grenze den Zellkörper, welcher in histologischem und physiologischem Sinne allein die Ganglienzelle repräsentirt, vom Stielfortsatz, welcher bloß in grob anatomischem Sinne ein Bestandtheil der Ganglienzelle selbst ist. Die embryonale Ganglienzelle mag, als sie noch wie eine jede lebenskräftige Zelle von nicht beschränktem Functionskreis wirkte, zwar einen protoplasmatischen Fortsatz gehabt haben, dieser ist aber im fertigen Zustande bis auf geringe, kaum nachzuweisende Reste geschwunden, und an seine Stelle mag der bloß anatomisch so bezeichenbare Stielfortsatz getreten sein.

Von der Ganglienzelle ausgehend und im Interesse der einfacheren Beschreibung in rein anatomischem Sinne sprechend, so entspringen die Nebenfortsätze meist erst vom Stielfortsatz und zwar in größerer oder geringerer Entfernung vom Zellkörper, gelegentlich ganz unmittelbar nach dem Austritte des Stielfortsatzes. Diese Nebenfortsätze können selbst Collateralen genannt werden, falls sie nach kürzerem Verlauf und wiederholter Verästelung (wenn sie nicht von Anfang an sehr dünn gewesen sind) in dem betreffenden Ganglion selbst in das diffuse Elementargitter übergehen; man muss sie aber wohl nach der Terminologie der Wirbelthier-Nervenlehre Axone nennen, wenn sie direct in einen Nervenstamm, oder in ein Connectiv hinein zu verfolgen sind. Solcher Axone entspringen aus dem Stielfortsatze einer großen Anzahl von Ganglienzellen mehrere, entweder als Seitenäste oder durch dichotomische oder mehrfache Verzweigung des Stielfortsatzes. Gewisse Ganglienzellen entsenden in dieser Weise bis zu 10 Axone; die in Fig. 2 Taf. 31 abgebildete Ganglienzelle hat 7 Axone. Mehrere können in denselben Nervenstamm gehen und entweder je eine, und dann motorische, Primitivfibrille oder eine oder mehrere solche enthalten, die sich im Nerv zu einem sensorischen Bündel zu gesellen scheinen. In Fig. 2 Taf. 31 gehen drei Axone in den vorderen rechten Nervenstamm, ein Axon geht in den hinteren rechten, einer rostrad in das rechte, zwei caudad in das rechte Connectiv; die letzteren drei gesellen sich zu dem lateralen sensorischen Bündel *sbl.* Jeder Axon kann Collaterale, die dann in das diffuse Elementargitter übergehen, abgeben, sogar diejenigen, welche sich zu den sensorischen Bündeln gesellen, so z. B. die Axone *x* und *y* in Fig. 3 Taf. 31.

In gewissem Gegensatz zu den mehraxonigen, wie die in Fig. 2 und 3 Taf. 31, stehen jene Ganglienzellen, von welchen gar kein Axon von der obigen Beschaffenheit entspringt, sondern deren Stielfortsatz, ohne seitliche Nebenfortsätze abzugeben, noch innerhalb desselben Ganglions meist gleichzeitig in eine Anzahl von dünneren Zweigen zerfällt, die nach weiteren Verästelungen sämmtlich innerhalb desselben Ganglions in das diffuse Elementargitter übergehen, wenn sie nicht direct in feine Ästchen von anderen Bahnen zu verfolgen sind. Eine Ganglienzelle von dieser Art auch mit solcher Anastomose von feinsten Ästchen des Stielfortsatzes ist in Fig. 3 Taf. 26 abgebildet. Sie gehören immer in die Kategorie der kleinsten Ganglienzellen. Sie entsprechen bei Hirudineen dem Typus, welcher bei den Wirbelthieren als die sensorische Ganglienzelle bezeichnet wird; demselben entsprechen aber auch diejenigen, welche bloß in die Connective Axone senden, die im nächsten oder in einem entfernteren Ganglion ganz im diffusen Elementargitter aufgehen. Die erstere Form ist sehr spärlich, die letztere auch nicht zahlreich vorhanden.

Die zwei mit einem Sternchen bezeichneten sehr kleinen Ganglienzellen in Fig. 1 Taf. 26, symmetrisch gelegen im rechten und linken vorderen Seitenpacket, senden bloß je ein Axon ohne Collateralen in das vordere Connectiv der anderen Seite. Die mit zwei Sternchen bezeichneten etwas größeren beiden Ganglienzellen, ebenfalls symmetrisch gelagert im rechten und linken hinteren Seitenpacket, senden je einen dickeren Axon, die directe Fortsetzung des Stieles, in das Connectiv derselben Seite und einen viel dünneren in den Faivre-schen Mediannerven, beide nach hinten. Vom Stielfortsatz gehen mediad gerichtete zahlreiche Collateralen ab, welche zum Theil nach wiederholter Verzweigung mit denen der correspondirenden Ganglienzelle anastomosiren, zum größeren Theil aber in das diffuse Elementargitter übergehen.

Die meisten Ganglienzellen der Hirudineen besitzen indessen wenigstens einen Axon, welcher in einen peripherischen Nervenstamm hineingeht. Von dieser Art ist eine in Fig. 1 Taf. 31 abgebildet. Die Collateralen sind hier sehr zahlreich; ein Axon, die directe Fortsetzung des Stieles, begiebt sich auf die andere Seite, in die rechte hintere Wurzel; auch die Nebenfortsätze entspringen alle aus dem Stielfortsatz, nachdem letzterer die Medianlinie passirt hat; diesseits der Medianlinie entspringen davon bloß Collateralen. Ein Theil der Nebenfortsätze geht in demselben Ganglion in das diffuse Elementar-

gitter über; zwei, *x* und *y*, sind in das rechte Connectiv nach vorn in ein sensorisches Bündel zu verfolgen.

Der größte Theil der Ganglienzellen ist nicht nur constant vorhanden, sondern auch stets in derselben Lage, mit meist bis auf die kleinsten Zweige identischer Verästelung des Stielfortsatzes. Alle bis jetzt erwähnten sind solche auf Grund der Größe, Lage und Verästelungsweise des Fortsatzes leicht erkennbare und in den Methylenblaupräparaten besonders oft gut tingirte, typische Formen. Variationen kommen bloß in der Ursprungsstelle der Nebenfortsätze häufiger vor. Letztere können, wie schon erwähnt, anstatt erst vom Stielfortsatze, bereits vom Körper der Ganglienzelle an beliebigen Punkten entspringen. Diese Variationen sind für gewisse Ganglienzellen sogar charakteristisch. Eine solche ist die unpaare mediane Ganglienzelle des hinteren Medianpackets *mugz*, welche in Fig. 7 Taf. 25, 2 Taf. 26 und 7 Taf. 27 abgebildet ist. Allerdings entspringen von den hier abgebildeten bloß bei der in Fig. 3 Taf. 27 Nebenfortsätze direct vom Zellkörper. Die directe Fortsetzung des Stielfortsatzes dieser Ganglienzelle bildet einen Axon, welcher rostrad in den Faivre'schen Nerv geht; außerdem giebt es auch einen Nebenfortsatz, welcher einen in caudader Richtung in den Faivre-schen Nerv verfolgbaren Axon bildet. Letzterer entspringt entweder vom Stielfortsatz, wie in Fig. 3 Taf. 26, und biegt sich dann nach hinten um, oder vom caudalen Pol des Zellkörpers, gelegentlich zwei anstatt des einen dickeren, wie in Fig. 3 Taf. 27 die Nebenfortsätze 3 und 4. Außer diesen sind hier noch zwei vom Zellkörper entspringende Nebenfortsätze sichtbar, nämlich 1 und 2. 1 theilt sich in zwei Axone: 1 *a* gesellt sich zum paralateralen, 1 *b* zum lateralen sensorischen Bündel der linken Seite; 2 *a* mischt sich unter die Fibrillen eines von hinten aus dem Faivre'schen Nerv kommenden sensorischen Bündels und geht mit diesen in das diffuse Elementargitter über, 2 *b* und 2 *c* begeben sich beide in das paramediane sensorische Bündel der rechten Seite.

Diese Formen, bei welchen die Nervenfortsätze direct vom Zellkörper an verschiedenen Punkten entspringen, bilden den Übergang zu den Formen von Ganglienzellen, bei denen der meist polygonale Zellkörper an allen Ecken, oder, falls er spindelförmig ist, an beiden Enden in Fortsätze übergeht. Obwohl nun die sogenannte pluripolare Ganglienzelle gerade für das Centralnervensystem der Wirbelthiere, die birnförmige, unipolare aber für um so Vieles niedriger stehende Thiere, u. A. die Hirudineen charakteristisch ist,

so glaube ich doch die erstere Form für die ursprünglichere halten zu müssen. Ihre Birnform verdanken die Ganglienzellen der Hirudineen ihrer eigenthümlichen Lage gegenüber dem centralen Complex der leitenden Bahnen, in welchen die Fortsätze ihren weiteren Weg zu nehmen haben. Erstens sind die Ganglienzellen der Hirudineen verhältnismäßig weit von der centralen Fasermasse gerückt, und zweitens ist nur ein Pol von ihnen gegen centrale Fasermasse gerichtet. Desshalb mussten auch Fortsätze, die ursprünglich an anderen, verschiedenen Punkten des Zellkörpers entsprangen, mit dem Fortsatze oder zu einem Fortsatze vereinigt werden, welcher an dem der Fasermasse zugekehrten Pol der Zelle entspringt, um nicht auf einem Umweg zwischen den Ganglienzellen in die centrale Fasermasse gelangen zu müssen. Auch unter den Ganglienzellen von *Hirudo* entspringen Fortsätze an verschiedenen Punkten des Zellkörpers meist bei denen, welche in der longitudinalen Furche zwischen der rechten und linken Hälfte der Fasermasse, beziehungsweise zwischen den Wurzeln der zwei Connective liegen, also nicht bloß mit dem Stielfortsatzpole, sondern auch lateralwärts und dorsalwärts nach leitenden Bahnen schauen, die gewisse Fortsätze von ihnen in dieser Richtung noch eher, als mit dem Stielfortsatze vereint, erreichen können. Diese Lage besitzen u. A. auch die oben besprochenen medianen unpaaren Ganglienzellen des hinteren Medianpackets. Ebenso finden wir im Bauchstrang von *Lumbricus* eine große Anzahl von Ganglienzellen in longitudinale Furchen der centralen Fasermasse eingesenkt und desshalb nicht birnförmig, sondern bi- oder pluripolar, so dass bei *Lumbricus* die Birnform vielleicht gar nicht als die dominirende Form von Ganglienzellen bezeichnet werden kann. Andererseits sehen wir z. B. im Rückenmark von niederen Wirbelthieren auch viele Ganglienzellen, wahrscheinlich ebenfalls in Folge ihrer Lage, birnförmig gestaltet. Sehr häufig sind sie es u. A. bei *Lophius* dort, wo sie hart an dem sich gegen die Medulla oblongata zu allmählich erweiternden Centralcanal liegen. Noch auffälliger ist der Einfluss der Lage bei *Lophius* in Betreff der Birnform der Fritsch'schen colossalen Ganglienzellen. An den Zellen der Spinalganglien vermag man es ja auch in der Ontogenese deutlich zu verfolgen, wie die ursprünglich spindelförmigen Nervenzellen der Spinalganglien, in Folge der Lageveränderung des Zellkörpers gegenüber der bereits fixirten Richtung der beiderseitigen Fortsätze, birnförmig werden mit T-förmig verästeltem Stielfortsatze.

Im Wesentlichen sind, wie wir sehen werden, sämmtliche Fortsätze einer Ganglienzelle gleich, alle enthalten nämlich leitende Primitivfibrillen, welche sie der Ganglienzelle zum Theil zu-, zum Theil entführen. In anderer Hinsicht ist aber ein gewisser histologischer Unterschied zwischen dem Stielfortsatze und den direct vom Zellkörper entspringenden Nebenfortsätzen auch bei *Hirudo* vorhanden, welcher gewissermaßen an den histologischen Unterschied zwischen den Dendriten und dem Achsencylinderfortsatze der Ganglienzellen von höheren Wirbelthieren erinnert. Indessen wäre es falsch, den Stielfortsatz der Ganglienzelle von Hirudineen mit dem Achsencylinderfortsatz der Wirbelthierganglienzelle homologisiren zu wollen: der Stielfortsatz ist die anatomische Vereinigung eines Achsencylinderfortsatzes oder von mehreren solchen mit den Dendriten. Andererseits ist auch unter den Wirbelthieren der z. B. beim Kalb so scharf ausgeprägte Unterschied bei den niederen Classen viel weniger auffällig oder gar nicht vorhanden: bei *Lophius* und *Triton* finde ich ihn z. B. vielfach gar nicht.

b. Histologische Beschaffenheit der Ganglienzelle von *Hirudo*.

Und damit sind wir zur Besprechung der histologischen Beschaffenheit der Ganglienzelle von *Hirudo* gelangt. An einer colossalen oder großen Ganglienzelle kann ich folgende Zonen unterscheiden. Von außen nach innen vorschreitend, so ist die erste die äußere Gliazone, hergestellt durch Gliafibrillen, die mit den Fortsätzen der Sternzelle des Ganglienzellenpackets an die Ganglienzelle herantreten. Darauf folgt gewissermaßen als Membrana propria der einer eigentlichen Zellmembran stets entbehrenden Ganglienzelle die innere, sehr dünne Gliazone, welche aus den Zellleib eng und dicht umspinnenden Gliafibrillen besteht, die aus der oberflächlichen Gliaschicht der centralen Fasermasse stammen, erst den Stielfortsatz umspinnen und von dort sich auf den Zellkörper ausbreiten. Nach innen kann diese innere Gliazone bei *Aulastoma* besonders entwickelte radiäre Balken in das Somatoplasma der Ganglienzelle senden, welche sich dort in feinste Fibrillen auflösen und verschwinden. Selten reichen aber diese Gliafortsätze bei *Hirudo* viel weiter, als bis zur inneren Grenze der nun folgenden Schrumpfungszone oder äußeren Alveolarzone.

Mit dieser Alveolarzone beginnt der eigentliche Zellleib, da die schon früher eingehend besprochene äußere und innere Gliazone

sich secundär ihm anlegen. Bei etwas stärker geschrumpften Ganglienzellen, deren Vorkommen bei Paraffineinbettung bloß durch die größte Vorsicht, bei Celloidineinbettung dagegen leicht zu vermeiden ist, scheint diese Zone einen pericellulären Hohlraum innerhalb der Gliahülle zu bilden, welcher von radiären Fortsätzen des Zellleibes nach allen Richtungen durchsetzt ist. Besonders bei *Aulastoma* kann je ein Fortsatz der inneren Gliazone die Achse dieser bei der Contraction des Zellkörpers mit der Gliazone in Verbindung bleibenden Somatoplasmatheile einnehmen. Falls die färberische Differenzirung des mikroskopischen Bildes ungenügend ist, kann es dabei so aussehen, als ob der Zellkörper, welcher aus einem Spongioplasmageflecht bestünde, in Form der Fortsätze unmittelbar in das die Ganglienzelle umgebende Gliageflecht überginge. In weniger geschrumpften Ganglienzellen erscheinen diese Fortsätze als Scheidewände von kleinen Alveolen, die, in einer Lage angeordnet, die äußere Alveolarzone bilden. Ist gar keine Schrumpfung eingetreten, so ist die äußere Alveolarzone sehr unscheinbar, ein schmaler Saum von hellerem, fein alveolärem Protoplasma. Sehr oft ist aber die Existenz einer besonderen äußeren Alveolarzone ganz verdeckt dadurch, dass die innere Gliahülle im Schrumpfen dem Zellkörper folgt, und die künstlichen radiären Fortsätze des Somatoplasmas durch die Maschen der inneren Gliahülle dringen und den entstandenen Hohlraum zwischen der äußeren und der inneren Gliahülle durchsetzen.

Viel constanter und auffälliger ist die auf die äußere Alveolarzone folgende äußere Chromatinzone[1]. Sie ist mehr oder weniger breit, meist ununterbrochen, die Wurzel des Stielfortsatzes über-

[1] Mit dem Namen »Chromatinzone« will ich keineswegs gesagt haben, dass die Substanz, welche in Form von feinen Körnchen oft morphologisch nachweisbar, sich in diesen Zonen so auffällig mit den meisten Farbstoffen, die besonders das Chromatin des Zellkernes tingiren, färben lässt, identisch sei mit dem Kernchromatin. Übrigens darf man ja auch unter Kernchromatin keine chemisch definirbare, besondere Substanz verstehen, sondern eine Gruppe von Substanzen, bei welchen wir mit dem Namen »Chromatin« bloß ein gewisses gleiches tinctionelles Verhalten bezeichnen. Aus diesem Verhalten können wir heute noch keine sicheren Schlüsse auf ihre chemische Natur machen und nicht entscheiden, ob wir sie mit L. Heine stets für Eiweißverbindungen der Nucleïnsäure, oder mit Lilienfeld bloß im ruhenden Kern für solche, im mitotischen dagegen für frei gewordene Nucleïnsäure halten sollen. Jedenfalls sind die chromophilen Körnchen in den Chromatinzonen der Hirudineenganglienzelle identisch mit den stark färbbaren Körnchen, die den Flemming-Nissl'schen Schollen, Spindeln und anderen Formationen in der Wirbelthierganglienzelle die Chromophilie verleihen.

brückend und so den Zellleib von der Substanz des Stielfortsatzes trennend. Sie färbt sich bei chromatinfärbenden Tinctionen des Kernes ebenfalls stark, und zwar sind es dicht gelagerte feine Körnchen, welche sich in ihr so färben. Meist ist sie ziemlich scharf gegen die weiter folgende innere Alveolarzone abgegrenzt. Auch nach meiner Goldchloridtinction ist sie dunkler als der übrige Zellleib gefärbt, dicht und fein gekörnt, doch ist ihre Existenz dabei nicht so sehr auffällig, wie z. B. nach Tinction mit meiner Hämateïnlösung I. A.

Die innere Alveolarzone ist die breiteste von allen und macht den größten Theil des Zellkörpers aus. Sie ist sowohl nach Goldchlorid- als auch nach Hämateïntinction die hellste, gebildet von mehreren Lagen kleinerer und größerer Alveolen, deren Inhalt der Zellsaft (Hyaloplasma autorum), und deren Wand das eigentliche Somatoplasma (Spongioplasma autorum) ist. Die Größe der Alveolen ist verschieden je nach der Zelle und wahrscheinlich je nach dem physiologischen Zustand derselben. Es giebt in der Gruppe der colossalen und großen Ganglienzellen solche, die stets viel größere Alveolen besitzen als alle anderen. Im Allgemeinen hängt aber die Größe der Alveolen auch von der Fixirung und namentlich davon ab, in welchem Grade Schrumpfung eingetreten ist. Je mehr man letztere vermeiden konnte, um so kleiner erscheinen sie caeteris paribus. Und je kleiner sie erscheinen, um so näher dürfte der betreffende Zustand dem natürlichen kommen. Sie vergrößern sich offenbar während der Behandlung dadurch, dass die Scheidewände innerhalb kleinerer oder größerer Gruppen von natürlichen Alveolen durchreißen, sich retrahiren, und so die ganze Gruppe einen mehr oder weniger regelmäßigen, größeren Alveolus bildet.

Auf die innere Alveolarzone folgt die innere Chromatinzone, welche dieselbe feinere Structur, wie die äußere Chromatinzone besitzt und sich auch tinctoriell ganz so verhält. Meist ist sie noch breiter und oft auch ebenso allseitig geschlossen, wie die äußere, oft ist sie aber hier oder dort unterbrochen, nicht selten auf zwei stark färbbare Flecken an den Seiten des Zellkernes beschränkt. Sehr häufig fließen die beiden Chromatinzonen in dem Sector, wo der Stielfortsatz entspringt, ganz zusammen, aber auch außerdem können sie durch radiäre chromatische Brücken mit einander verbunden sein.

Innerhalb der inneren Chromatinzone befindet sich die Perinuclearzone, welche ganz achromatisch ist und aus feinwabigem, dichtem Somatoplasma besteht. Ihre Breite ist sehr verschieden;

stets bildet sie die unmittelbare Umhüllung des Zellkernes. In ihr befindet sich oft ein kleiner, rundlicher, nach meiner Goldchloridmethode deutlich, obwohl ziemlich blass tingirbarer, homogener Körper, von einem hellen Contractionshof umgeben, welcher das Centrosoma der Ganglienzelle sein dürfte. Weiter habe ich dieses Gebilde bis jetzt noch nicht verfolgt.

Der Zellkern ist, wie schon erwähnt, dem der Nerven- und Gliazelle ähnlich beschaffen, nur ist er stets kugelrund und besitzt eine stärkere, dickere Kernmembran, welche in meinen Goldchloridserien sehr stark tingirt ist. Das Kerninnere erscheint nach Sublimat- und Sublimatalkoholfixirungen ziemlich leer, mit sehr wenig chromatischem feinem Kerngerüst. Stets ist ein sehr auffälliges, sowohl in Hämateïnlösung I.A als auch mit Goldchlorid stark gefärbtes Kernkörperchen da, welches immer linsenförmig und innen an die Kernmembran gepresst ist. Hier und da, aber ziemlich selten, kommen zwei Nucleolen vor.

Im Gegensatz zu den Rhynchobdelliden sind die Kerne der Ganglienzellen von *Hirudo* klein zu nennen. Ihr Durchmesser ist in den colossalen Ganglienzellen des vorderen Medianpackets höchstens 18 μ, in denen der übrigen Packete 14—16 μ, in den großen Ganglienzellen 10—12 μ. Ihre Größe vermindert sich in den kleineren Ganglienzellen ziemlich proportional mit der der letzteren, so dass ihr Durchmesser in den mittelgroßen 8—10 μ, in den kleinen 6—8 μ ist: meist ein Viertel des Durchmessers der ganzen Zelle, in den allergrößten etwas weniger, in den allerkleinsten mehr, bis über ein Drittel.

Die Beschaffenheit des Stielfortsatzes der größeren Ganglienzellen ist von der des Zellleibes wesentlich verschieden. So lange sich der Fortsatz nicht stärker verästelt, besteht er, abgesehen von den darin befindlichen Neurofibrillen, aus einer im mikroskopischen Bild ziemlich dicht erscheinenden Substanz, welche beinahe homogen, höchstens sehr fein und dicht gekörnt ist. Tinctoriell zeichnet sich diese Substanz, trotz ihrer Dichtigkeit, durch eine auffallend geringe Färbbarkeit aus. In meiner Hämateïnlösung I.A färbt sie sich bläulich grau und behält beim Waschen des Präparates in etwas alkalischem Wasser (Quellwasser mit einer Spur von Kalk) viel länger einen violetten Ton als der Zellleib, welcher bald blass azurblau (der chromatische Theil intensiver azurblau) wird und später sogar einen etwas grünlichen Ton bekommen kann. Osmium verleiht ihr (z. B. nach Fixirung in Sublimat-Osmiumtetraoxyd-Essig-

säure) eine sehr blasse, rein aschgraue Farbe (cinereus, griseus Sac.), wogegen die einzelnen Zonen des Zellleibes zwar verschieden, aber stets ziemlich dunkel und mehr bräunlich werden. Nach meiner Goldchloridbehandlung bekommt sie eine ähnliche, nur etwas intensivere Färbung, als die Grundsubstanz im Inhalt der sensorischen Schläuche. Ich glaube sie auch für etwas dichtere Interfibrillärsubstanz (in welcher die Primitivfibrillen zu und von der Zelle verlaufen) halten zu müssen; sicher ist sie nicht das Somotoplasma der Ganglienzelle, dieses setzt sich nur selten (bei den mittelgroßen und kleinen Ganglienzellen) und auch dann nur eine kurze Strecke weit in den Stiel fort. Stets dehnt sich die Stielsubstanz, aber immer deutlich vom Somatoplasma unterscheidbar, mehr oder weniger hoch auf den Zellleib, gelegentlich bis zur Äquatorialhöhe, aus, so dass man sagen könnte, die Ganglienzelle wird von einer kelchförmigen Erweiterung des Stieles getragen[1].

Die mittelgroßen und kleinen Ganglienzellen unterscheiden sich von den großen und colossalen am auffälligsten dadurch, dass ihnen bloß die der äußeren entsprechende Chromatinzone zukommt; an Stelle der inneren tritt die dadurch noch breitere innere Alveolarzone. Auch die äußere Alveolarzone ist kaum zu unterscheiden, dagegen wird der Perinuclearzone durch Goldchloridbehandlung meist eine ziemlich intensive weinrothe Färbung verliehen, welche mit der größeren Dichtigkeit und einer äußerst feinen und dichten Körnelung des Somatoplasmas der Zone zusammenhängt. Endlich ist auch der Stielfortsatz der mittelgroßen und kleinen Ganglienzellen meist stärker färbbar und erreicht oft die Färbung der sensorischen Bündel.

Eine gute färberische Differenzirung der beschriebenen Zonen erhält man auch dann, wenn man das durch Ammoniumpikrat noch nicht fixirte Methylenblaupräparat mit einer dünnen Lösung von Kali hypermanganicum nachbehandelt. Die Gliazonen erhalten eine intensive Lilafarbe; das leimgebende Bindegewebe muss dagegen farblos bleiben. Die Chromatinzonen werden azurblau, eben so der Stielfortsatz, umgeben von seiner rosafarbigen Gliascheide. Die innere Alveolar- und Perinuclearzone wird grau, dunkler grünlichgrau die festen Bestandtheile des Kernes. Fig. 5 Taf. 26 sucht die Farben von zwei Ganglienzellen, einer mittel-

[1] Von dem ganzen geschilderten histologischen Charakter der Ganglienzelle habe ich in meinen Figuren nichts wiedergegeben, damit die Neurofibrillen im Zellkörper, auf welche ich ja das meiste Gewicht lege, nicht verdeckt werden.

großen und einer kleinen, nach solcher Behandlung wiederzugeben. Sie wurden durch einen Riss der Membrana propria des Packets hervorgepresst und haben sich ziemlich contrahirt. Sie umgiebt nur die innere Gliazone; von der äußeren ist bloß hier und da etwas haften geblieben. Den zwischen der inneren Gliazone und dem eigentlichen Zellkörper, beziehungsweise dem Stielfortsatz entstandenen Raum füllt eine sehr hell lilafarbige Flüssigkeit aus. — Diese Färbungsmethode, welche mir sonst nicht die gewünschten Resultate gegeben hat, habe ich nicht weiter ausgearbeitet, ich erwähne sie bloß, um zu demonstriren, dass die Glia nichts mit dem Somatoplasma, welches, wer eben will, Spongioplasma nennen mag, zu thun hat. Im Abschnitte über meine Methoden werde ich auf diese Methode nicht zurückkommen.

c. Das Neurofibrillengitter in den Ganglienzellen von *Hirudo*.

Die ganze, bis jetzt geschilderte Structur der Ganglienzelle von *Hirudo* kann schon mit den üblichen mikrotechnischen Mitteln sichtbar gemacht werden. Weiter und gerade in das Wesentlichste der Structur kann man mit ihnen nicht eindringen; vom Verhalten der leitenden Primitivfibrillen in Zellleib und Stielfortsatz, ja sogar überhaupt von der Existenz der Neurofibrillen in der Ganglienzelle sind sie nicht im Stande uns zu unterrichten. Dazu braucht man unbedingt eine der drei Methoden, die ich zur färberischen Differenzirung der leitenden Primitivfibrillen in den schon besprochenen Bahnen am besten gefunden habe, nämlich meine Methylenblautinction, die Färbung in toto mit Hämateïnlösung I. A und, die wichtigste von allen, meine Methode der Nachvergoldung. Sehr rathsam ist es, beim Studium irgend eines Objectes alle drei herbeizuziehen, da die mit ihnen erzielten Resultate sich gegenseitig bestätigen und ergänzen.

Bei den Methylenblaupräparaten muss man, um das leitende Geflecht oder Gitterwerk in der Ganglienzelle mit voller Deutlichkeit zu sehen, jenen Grad der färberischen Isolirung erreicht haben, wo die Interfibrillärsubstanz und auch das Somatoplasma gänzlich entfärbt sind. Eine kolossale Ganglienzelle eines Seitenpackets auf diesem Stadium der Tinction stellt Fig. 1 Taf. 28 dar. Außer den eben nur angedeuteten Contourlinien des etwas abgeplatteten Zellkörpers und des Stielfortsatzes sind bloß die Neurofibrillen, und zwar alle in die der Contourlinie entsprechenden Ebene projicirt, gezeichnet. Denn bei der erforderlichen starken Beleuchtung und

der Benutzung des ABBE'schen Apparates sind ja nur die Neurofibrillen zu sehen, diese aber so scharf und deutlich, dass es mir bei 1000facher Vergrößerung eigentlich gar nicht möglich gewesen ist, die dünnsten in dieser Schärfe und Deutlichkeit wiederzugeben. Schade, dass die Präparate, welche dieses Stadium erreicht haben, nicht dauernd, sondern höchstens für einige Wochen fixirt werden können: ein allmähliches Verblassen und Verschwinden der leitenden Primitivfibrillen ist nicht zu vermeiden. Nur einige Male ist es mir gelungen, diese Tinction bei einzelnen Zellen bis zwei Jahre lang leidlich zu erhalten: eine dieser Zellen ist in Fig. 2 Taf. 28 abgebildet. Treibt man dagegen die färberische Isolirung der leitenden Primitivfibrillen durch die Einwirkung von Ammoniak nicht bis zu diesem Grade, so ist die Tinction nach meinem Verfahren in Gummisyrup zwar haltbar, aber dann kann man die einzelnen Primitivfibrillen nicht deutlich unterscheiden, manche sind überhaupt nicht sichtbar, die sichtbaren varicös (s. Fig. 3 Taf. 28). Es entstehen eben jene Bilder, die schon RETZIUS und Andere gesehen haben und die sie auch bei Hirudineen als pericelluläre Körbe gedeutet, besser gesagt, nicht zu deuten gewusst haben. Dass sie, wenigstens bei meinen Objecten, in der Zelle liegen, davon kann man sich schon an Methylenblaupräparaten im Stadium der färberischen Isolirung überzeugen; jede Möglichkeit eines Irrthums in dieser Beziehung schließen aber erst die tingirten Schnittreihen aus.

Die Hämateïntinction giebt zwar auch in den Ganglienzellen eine ebenso starke, dunkelstahlblaue bis schwarze Färbung der leitenden Primitivfibrillen, wie in den peripherischen Nerven, in den Connectiven und in der centralen Fasermasse; da aber die chromatischen Zonen des Zellleibes auch ziemlich stark, obwohl anders, mitgefärbt werden, so ist es schwer, die feineren Verzweigungen der leitenden Primitivfibrillen im Zellleib zu verfolgen, wogegen sie in den Goldchloridserien mit der größten Deutlichkeit hervortreten. Wo aber der Zellleib weniger chromatisch ist, z. B. in den Retinazellen (s. Fig. 2 Taf. 30 und Fig. 9 Taf. 31) und in den epidermalen Sinneszellen, giebt die Hämateïnmethode ein beinahe ebenso schönes Bild vom intracellulären leitenden Gitterwerk, wie die Goldchloridbehandlung.

Und die Resultate der Nachvergoldung können einem schier unglaublich erscheinen, wenn man die Ganglienzellen bloß nach den üblichen Tinctionen untersucht hat und keine Spur von dem leitenden Gitterwerk sehen konnte, welches nach meiner Goldchlorid-

tinction der Schnitte mit so großer Schärfe in Form eines Systems von hart gezeichneten, glatten, undurchsichtigen, schwarzen Linien auf dem stets mehr oder weniger hell kirschrothen und sehr durchsichtigen Grunde von Somatoplasma auftritt. Nur bei einer weniger gut gelungenen Tinction, und wenn die Farbe der Drähte des leitenden Gitters durch die allerstärksten, über 2000fachen Vergrößerungen besonders diluirt wird, erkennt man, dass das schwarze Aussehen der Neurofibrillen auf der äußerst starken Concentration einer dunkelvioletten Farbe (atroviolaceus Sac.), und nicht auf Einlagerung von feinen schwarzen Körnchen in die Neurofibrillen beruht. Es handelt sich also um eine Tinction im engeren Sinne, um keine Imprägnirung. Nur bei einer etwas fehlerhaften Behandlung kann es vorkommen, dass man in den Neurofibrillen eine dichte Einlagerung von allerdings erst bei mehr als 1000fachen Vergrößerungen und nur mit den besten Linsen überhaupt bemerkbaren Körnchen wahrnimmt.

In Betreff der Lage und Beschaffenheit des leitenden Gitters im Zellleib und der Lage der Neurofibrillen im Stielfortsatz können wir die Ganglienzellen von *Hirudo* in zwei Gruppen theilen. In der Regel gehören die colossalen und großen Ganglienzellen in die eine, die mittelgroßen und kleinen in die andere Gruppe. Indessen gehört ein Theil gerade der allerkleinsten Ganglienzellen in dieser Beziehung in dieselbe Gruppe mit den colossalen und großen Ganglienzellen; auch unter den mittelgroßen sind einige hierher gehörige zu finden. Doch will ich im Folgenden der Kürze wegen die eine Gruppe die der großen und die andere die der kleinen Ganglienzellen nennen; der Typus der ersteren soll mit *G*, der der letzteren mit *K* bezeichnet werden.

In Typus *G* beherbergt der Zellleib bloß ein Geflecht oder Gitterwerk von Neurofibrillen, die sich in der Regel und vorwiegend in einer Zone ausbreiten, gelegentlich aber auch in andere Zonen des Zelltheiles hinübergreifen. Diese Zone, in welcher sich die Neurofibrillen in den Ganglienzellen des Typus *G* ausbreiten, ist die äußere chromatische Zone. Im Stielfortsatz sind die Neurofibrillen ziemlich ungleichmäßig angeordnet, aber in der ganzen Dicke des Fortsatzes vorhanden. Die vom Stielfortsatz kommenden Neurofibrillen verlaufen in der äußeren chromatischen Zone der Ganglienzellen vom Typus *G* im Ganzen und Großen meridional. Nachdem sie nach wiederholten Spaltungen und Anastomosen mit einander den Scheitelpol der Zelle gegenüber dem Stielfortsatzpole erreicht haben, biegen sie auf

die andere Fläche der Zelle um, setzen dort ihren Weg, sich wieder sammelnd, ununterbrochen weiter fort und begeben sich in den Stielfortsatz. Der Stielfortsatz enthält also sowohl cellulipetale, als auch cellulifugale Neurofibrillen, und die cellulipetale Neurofibrille geht im Zellleib unmittelbar in die cellulifugale über. Der Stielfortsatz enthält entweder nur gleich dicke, und dann sehr dünne, Primitivfibrillen, oder es kommen darin dickere und dünnere vermischt vor, ohne dass den Primitivfibrillen von verschiedener Dicke eine verschiedene, constante Lage zukommen würde. Namentlich die dickeren Primitivfibrillen spalten sich, oft schon bevor sie in dem Somatoplasma angelangt sind, in dünnere, und diese in noch dünnere, welche dann divergiren und in verschiedene Meridiane übergehen. Manchmal gehen sie auch in querer Richtung in einen anderen Meridian über, und vielfach sind die in verschiedenen Meridianen neben einander verlaufenden Primitivfibrillen durch quere oder schräge Anastomosen mit einander verbunden. Gelegentlich gehen Primitivfibrillen aus einem Meridian der einen Zellhemisphäre in einen solchen auf der anderen Hemisphäre in der Weise über, dass sie den Zellleib in irgend einer Richtung durchsetzen, kaum je dringen sie aber dabei bis in die Tiefe der inneren Chromatinzone ein. Die Spaltung der Primitivfibrillen im Zellleib der Ganglienzelle vom Typus *G* geht zum Theil so weit, dass dadurch Neurofibrillen von gar nicht mehr messbarer Dicke, die aber doch deutlich zu verfolgen sind, entstehen; vielleicht entsprechen letztere bereits den leitenden Elementarfibrillen, das heißt einer Längsreihe von Neurotagmen. Am Scheitelpole kreuzen sich die in der Richtung der verschiedenen Meridiane dort angelangten Neurofibrillen, meist ohne mit einander noch einmal zu anastomosiren. Vor oder nach dem Erreichen des Stielfortsatzes vereinigen sich dünnere Neurofibrillen wieder zu dickeren Primitivfibrillen, und in dem Sinne der Wirbelthierneurologie müsste man glauben, dass gerade die dicken Primitivfibrillen des Stielfortsatzes durch diese Vereinigung von mehreren cellulifugalen Neurofibrillen entstehen. Sehr oft habe ich nämlich die dicksten Primitivfibrillen des Stielfortsatzes in periphersche Nervenstämme verfolgen können, seltener dagegen die dünnen. Wir sahen aber, dass auch sensorische Bahnen in den Nervenstämmen dicke Primitivfibrillen enthalten können. So ist es möglich, dass auch dicke Primitivfibrillen des Stielfortsatzes, in gewissen Zellen wenigstens, cellulipetal leiten, um so mehr, als, wie wir sehen werden, die Gruppe der großen Ganglienzellen wahrscheinlich vorwiegend sensorisch ist. Gelegentlich erreichen einzelne Pri-

mitivfibrillen den Zellleib nicht durch den Stielfortsatz, sondern an verschiedenen anderen Punkten. Diese Primitivfibrillen sind stets dünn, und die sie enthaltenden anatomischen Nebenfortsätze der Ganglienzelle sind entweder in ein sensorisches Bündel oder in das diffuse Elementargitter zu verfolgen. Daraus schließe ich, dass die die Ganglienzelle in den Nebenfortsätzen dieser Art erreichenden Neurofibrillen cellulipetal sind. Eine allgemeine Regel ist es aber in den Fortsätzen der Ganglienzellen ebenso wenig wie in den peripherischen Bahnen, dass die dünnsten leitenden Primitivfibrillen cellulipetal, die dicksten cellulifugal leiten würden. Sicher kann man sie nur nach der Rolle, die sie an der Peripherie spielen, beurtheilen. Eine gegebene Primitivfibrille des Stielfortsatzes dorthin zu verfolgen ist aber keine Kleinigkeit, ja meist unmöglich.

Die meridianartige Anordnung der Neurofibrillen im Somatoplasma der Gruppe der großen Ganglienzellen kann man in gut gelungenen Methylenblau-Präparaten, wo die ganze Zelle in einem Stück vor uns liegt, natürlich leichter erkennen, als in Schnitten, wenn sie auch lückenlose Serien bilden, da ja diese schon im Interesse der Tinction viel dünner sein müssen, als dass sie so große Zellen ganz enthalten könnten. In der der Fig. 1 Taf. 28 zu Grunde gelegten colossalen Ganglienzelle war die charakteristische Anordnung der Neurofibrillen durch die Methylenblautinction sehr auffällig gemacht; ziemlich deutlich ist sie wohl auch in der Figur, obgleich sämmtliche Neurofibrillen, diejenigen, welche in der dem Beobachter zugekehrten Hemisphäre liegen, ebenso wie die der unteren, in die Ebene des größten Zelldurchmessers projicirt gezeichnet sind und sich daher in der Zeichnung an manchen Stellen kreuzen, wo sie in Wirklichkeit in ganz verschiedenen Ebenen verlaufen.

Andererseits kann man sich von dieser Anordnung der Neurofibrillen an Schnitten besser, als durch Reconstruction des Fibrillenverlaufes aus der Serie, dann überzeugen, wenn man, auf die Ganglienzelle bezogen, parameridionale Schnitte mit paratransversalen von entsprechenden Zellen vergleicht, und zwar solche, welche eine möglichst große Fläche der äußeren Chromatinzone enthalten. Zur Ergänzung des Bildes können auch schräg getroffene Ganglienzellen herbeigezogen werden.

Fig. 4 Taf. 28 zeigt eine parameridional getroffene colossale Ganglienzelle des hinteren Medianpackets. Die Schnittrichtung war etwas schräg, so dass glücklicherweise mehr vom Stiele in die Schnittdicke fällt, als es bei ganz genau parameridionaler Schnittrichtung,

wenn die äußere Chromatinzone ein Flächenbild geben soll, der Fall sein könnte. Dieselbe Zelle ist in der topographischen Skizze des Ganglions im vorhergehenden, mehr ventralen Schnitte (Fig. 1 Taf. 24) mit *c* bezeichnet. Die Contouren der Zelle ergeben keine scharfe Linie, weil die Grenzfläche der Zelle unter geringem Winkel gegen die Schnittebene geneigt ist. Dagegen sieht man die äußere Gliazone *glh* mit den in sie eingestreuten Bindegewebs- oder Leukocytenkernen, *bk*, ganz gut. Einer der letzteren *bk* (*a*) erscheint in der Projection wie innerhalb der Zellgrenze, da er sich über der Zelle, dem Beobachter zugekehrt befindet. Ein dünnes Segment des Zellleibes gerade über dem Kern ist nicht mehr in der Schnittdicke enthalten. Desshalb sind hier die Neurofibrillen unterbrochen. Es sind nämlich nur diejenigen Neurofibrillen, welche innerhalb der Schnittdicke liegen und nur so weit sie hier liegen, diese aber alle gezeichnet, mit dem ABBE'schen Apparat bei 1300facher Vergrößerung in eine Ebene projicirt. Der Zellkern mit dem von der Seite gesehen linsenförmigen Nucleolus ist bloß angedeutet und sonst nichts in die Zelle eingezeichnet, damit der Verlauf der Neurofibrillen *lpf* um so mehr hervortrete. Die entsprechende Zelle in einem Methylenblau-Präparat ist in Fig. 2 Taf. 28 abgebildet, aber bei kaum halb so starker Vergrößerung.

Fig. 5 Taf. 28 giebt in derselben Weise den Verlauf der Neurofibrillen in einer schräg getroffenen großen Ganglienzelle des linken hinteren Seitenpackets bei 1350facher Vergrößerung wieder. Es ist die Zelle *b* von Fig. 1 Taf. 24. Vom Kern ist eine Calotte noch in der Schnittdicke enthalten, dagegen fehlt schon die Calotte, das Scheitelsegment des Zellleibes: daher auch hier die Unterbrechung der Neurofibrillen in der Mitte der Zeichnung.

Fig. 6 Taf. 28 ist endlich das durch einen allerdings etwas schrägen Paratransversalschnitt abgetrennte Scheitelsegment von einer der colossalen Ganglienzellen des vorderen Medianpackets: der Zelle *a* in Fig. 1 Taf. 24. Das Segment füllt nicht die ganze Schnittdicke aus, die Bindegewebskerne der äußeren Gliazone über der Ganglienzelle sind in dieselbe Ebene mit den Neurofibrillen projicirt gezeichnet. Die Kreuzung der letzteren am Scheitelpol und ihr ununterbrochener Übergang von einer Hemisphäre auf die andere ist unzweifelhaft zu sehen. Kleine Unterbrechungen des Verlaufes von einzelnen Fibrillen sind weniger einer unvollkommenen Tinction, als vielmehr dem Umstande zuzuschreiben, dass die etwas tiefere Zone des Zellleibes, welche das hier mangelnde Fibrillenstück enthält, nicht mehr in die Schnittdicke gefallen ist.

Typus *K*, die Gruppe der kleinen Ganglienzellen, unterscheidet sich vom Typus *G* dadurch, dass hier die Neurofibrillen auf zwei distincte Zonen im Zellkörper vertheilt sind und in diesen je ein leitendes Gitter, eine innere und eine äußere Gitterkugel bilden. Beide sind mit einander durch radiäre Primitivfibrillen verbunden. Die innere Gitterkugel befindet sich meist an der Grenze der Perinuclearzone und der inneren Alveolarzone; ich will sie Perinucleargitter oder Binnengitter nennen. Die äußere Gitterkugel liegt zwischen der äußeren Alveolarzone und der äußeren, in den Ganglienzellen von dieser Größe allein vorhandenen Chromatinzone, also zwar im Somatoplasma, aber sehr nahe zur Oberfläche des Zellkörpers, wesshalb für sie der Name Perisomalgitter oder Außengitter passend sein dürfte. Das Binnengitter ist viel auffallender als das Außengitter und sogar in mäßig gelungenen Präparaten sehr deutlich, wogegen das Studium des Außengitters sehr gut gelungene Tinctionen erfordert. Die Ursache davon ist, dass das Außengitter aus lauter sehr dünnen Neurofibrillen, das Binnengitter aber aus dickeren, zum Theil ziemlich starken besteht; mit anderen Worten, dass die Summe der in die Ganglienzelle eintretenden leitenden Elementarfibrillen außen zu einer viel größeren Gitterfläche ausgebreitet ist, als innen. Es erreichen schon im Stielfortsatze sehr dünne, mehr peripherisch gelegene Primitivfibrillen von größerer Anzahl die erwähnte äußere und desshalb die größte Fläche bildende Zone des Zellkörpers und gehen dort in das Außengitter über, welches ja nicht mit dem allerdings ziemlich nahe, aber bei guter Fixirung doch etwas weiter nach außen liegenden Geflecht der inneren Gliazone zu verwechseln ist. Allerdings ist es sehr schwer, die Neurofibrillen des Außengitters und die Gliafibrillen der inneren Gliazone aus einander zu halten, besonders wenn letztere, wie bei *Aulastoma*, stark entwickelt, aus dickeren, also auch dunkler erscheinenden Gliafibrillen zusammengesetzt ist, welche in Form von radiären Fortsätzen vielfach auch in das Somatoplasma der Ganglienzelle eindringen. Die Neurofibrillen des Außengitters sammeln sich wieder zu mehreren Primitivfibrillen, welche in im Ganzen und Großen radiärer Richtung die Chromatinzone und die innere Alveolarzone durchsetzen, um an der Grenze der Perinuclearzone das Binnengitter zu formen. Sämmtliche Elementarfibrillen, die sich an der Bildung des Außengitters betheiligen, gehen durch die radiären Primitivfibrillen in das Binnengitter über; die radiären Neurofibrillen sind meist zahlreich und desshalb ebenfalls sehr dünn. Sie im Präparat

zu verfolgen ist nicht leicht, weil ja in Folge ihrer radiären Richtung gegen das Centrum einer Kugel nur diejenigen von ihnen im mikroskopischen Bild als Linien erscheinen können, welche in der Schnittebene liegen oder wenigstens nicht stark gegen diese geneigt sind. Die übrigen geben im mikroskopischen Bilde nur Punkte, welche sich beim Heben und Senken des Tubus auf und ab bewegen. Dasselbe gilt natürlich auch von den in Bezug auf die Schnittebene auf- und absteigenden Drähten der beiden Gitter. Und eine Linie ist mit dem Mikroskope und überhaupt mit dem Auge, wie bekannt, noch wahrnehmbar, ja sogar noch deutlich verfolgbar, während ein Punkt vom Durchmesser der Dicke der noch deutlichen Linie eventuell gar nicht mehr wahrgenommen werden kann oder bloß bei einem viel größeren Contrastiren seiner Farbe mit der Umgebung sichtbar wird. Das ist die Ursache, wesshalb das aus lauter dünnsten Neurofibrillen bestehende Außengitter einerseits überhaupt schwer als solches zu erkennen ist und andererseits nur unter der Bedingung einer sehr intensiven Schwärzung des leitenden Elementes bei möglichst blasser Tinction des Zellleibes und der Gliazonen deutlich sichtbar wird. Von den Radiärfibrillen sind einzelne glücklicherweise nicht selten bedeutend stärker als die übrigen, und diese machen den Beobachter auf das Vorhandensein der übrigen und auf ihre Bedeutung aufmerksam. Auch sind die Radiärfibrillen nicht immer genau radiär, und oft sieht man zwei convergiren und zu einer Neurofibrille vereint das Binnengitter erreichen; endlich sieht man hier und da Queranastomosen zwischen benachbarten Radiärfibrillen. Gelegentlich zeigen sich noch andere Unregelmäßigkeiten im Präparat; diese sind aber, glaube ich, größtentheils künstlich durch die Behandlung hervorgerufen. Die Neurofibrillen des Binnengitters sind sehr verschieden dick. Sie verlaufen in jeder möglichen Richtung innerhalb einer Kugelfläche und anastomosiren auch mit einander in jeder möglichen Richtung; daher gestalten sich die Maschen in Form und Größe sehr verschieden und unregelmäßig. Am Binnengitter erkennt man es besonders leicht mit absoluter Sicherheit, dass es sich hier um kein Geflecht mit Kreuzungen der Drähte, sondern um ein Gitter handelt, mit Verschmelzung der Drähte an den meist auch hier dreischenkelig erscheinenden, in Wirklichkeit vielleicht stets dreischenkeligen Knotenpunkten. Das Binnengitter ist nicht nur desshalb viel leichter als das Außengitter zu untersuchen, weil seine Drähte zum großen Theil dicker sind, sondern auch desshalb, weil von der Kugel, die es umgittert, ein

viel größeres Segment als beim Außengitter in einem Schnitte von passender Dicke, z. B. von 10 μ, der für die Tinction geeignetsten Schnittdicke, enthalten sein kann.

In manchen Zellen dieses Typus ist die Perinuclearzone sehr schmal, und dann bleibt zwischen dem Binnengitter und der Kernoberfläche nur wenig Raum. In solchen Fällen kann gelegentlich beinahe das ganze Binnengitter in einem Schnitt von 10 μ Dicke Raum finden, und dann überzeugt man sich auf einmal davon, wie es den Kern allseitig geschlossen umgiebt: ein Bild, wie man sich kein deutlicheres und zierlicheres denken kann. Nie sah ich aber, dass die Drähte des Binnengitters sich unmittelbar an die Kernmembran legen würden, und nie ist irgend eine Spur von Zusammenhang der Gitterdrähte mit dem Kerngerüst wahrnehmbar. Ein Irrthum in dieser Beziehung ist in meinen Präparaten, wo die Balken des Kerngerüstes stets ganz anders gefärbt, sehr blass und nie scharf gezeichnet sind, ganz ausgeschlossen.

An dem dem Stielfortsatze zugekehrten Pole geht von der perinuclearen Gitterkugel entweder unmittelbar eine einheitliche, dicke Primitivfibrille ab, welche sämmtliche Neurofibrillen des Binnengitters in sich vereinigt, oder zwei, drei, selten mehr gesonderte Primitivfibrillen, welche aber convergiren, sich gelegentlich um einander winden und in kleinerer oder größerer, meist geringer Entfernung im Stielfortsatze zu einer dicken Fibrille vereinigen. Diese dicke Primitivfibrille setzt ihren Weg in der Achse des Stielfortsatzes fort, giebt nie Collateralen ab, verzweigt sich auch später sehr selten, sondern ist direct in einen der Nervenstämme oder in ein Connectiv zu verfolgen und erscheint dort immer als die Primitivfibrille einer motorischen Nervenfaser. Dagegen treten die mehr peripherisch liegenden, dünnen Primitivfibrillen des Stielfortsatzes an sehr verschiedenen Punkten in denselben ein, kommen vielleicht alle aus dem diffusen Elementargitter und sind, in dem Sinne, wie wir sie weiter oben aufgefasst haben, die Collateralen des Stielfortsatzes. Nach dem Gesagten bedeutet also die dicke axiale Primitivfibrille des Stielfortsatzes der Ganglienzellen vom Typus *K* den cellulifugalen, die mehr peripherisch gelegenen, dünnen Primitivfibrillen den cellulipetalen Theil der Leitung, und die ganze Ganglienzelle vom Typus *K* ist höchst wahrscheinlich motorisch.

Fig. 7 Taf. 28 wird wohl genügen, den wichtigsten Theil der eben geschilderten Verhältnisse bei den Ganglienzellen vom Typus *K*

zu veranschaulichen. Die drei, wie gesagt, höchst wahrscheinlich motorischen Ganglienzellen I, II, III liegen auch im Präparat dicht neben einander. Sie befinden sich im supraösophagealen Theil des Schlundringes, im zweitdorsalsten Ganglienzellenpacket rechts von der Medianlinie, also in dem dem rechten vorderen Seitenpacket eines Bauchganglions entsprechenden Packet des Ganglions, das dem ersten Körpersomit von *Hirudo* zukommt. Das Präparat ist aus einer mit Goldchlorid tingirten Serie von 10 μ dicken frontalen Schnitten aus dem vorderen Körperende. Alles ist bei 1350facher Vergrößerung ganz genau mit der Camera gezeichnet, aber Kern und Zellcontouren bloß angedeutet und nur die Neurofibrillen ausgeführt, alle, die sich in der Schnittdicke befanden, in die Ebene des Gesichtsfeldes projicirt, ausgenommen einzelne Drähte des Außengitters und die peripherischen Stielfibrillen, welche ich bloß angedeutet habe, da ich sie mit dem Zeichenapparat nicht sicher verfolgen konnte. Die Punkte in dem Außengitter *ag* und im Binnengitter *big* sind auf- oder absteigende Drähte im optischen Querschnitt oder in Projection auf das Sehfeld. Von der perinucleären Gitterkugel sieht man bei allen drei Zellen ungefähr die Hälfte, in I und II die über, in III die unter dem Zellkern *k* liegende Hemisphäre. Vom Außengitter sind nur jene Drähte gezeichnet, welche in die Ebene des größten Durchmessers der Zellen parallel dem Sehfelde fielen, da die anderen das Bild des Binnengitters, auf welches das Hauptgewicht gelegt wurde, gestört hätten. Von den Radiärfibrillen *rf* waren auch keine anderen, als die gezeichneten, die das Bild nicht verwirrt hätten, zu verfolgen. Bei Zelle I fiel die Achsenfibrille *af* des Stielfortsatzes *st* nicht in die Schnittdicke; bei II entspringt sie direct mit einer Wurzel aus dem Binnengitter, bei III mit zwei Wurzeln, von denen die linke an einem Punkte, unweit von der Vereinigungsstelle, in zwei Fibrillen gespalten ist (was jedoch in der Lithographie etwas undeutlich herauskommt).

Der Verlauf der Neurofibrillen kann in beiden Typen bald mehr gestreckt, bald mehr gewunden sein; namentlich ist die Achsenfibrille sehr oft spiralig gewunden, wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Streckung der Nervenbahn, in welcher sie ihren weiteren Verlauf nimmt. Davon werden aber die Neurofibrillen in den Gitterkugeln wahrscheinlich nicht mehr beeinflusst.

Wenn man die Dicken der Neurofibrillen im Binnengitter summirt, so kommt oft eine bedeutend dickere Primitivfibrille heraus, als die Achsenfibrille, welche aus ihrer Vereinigung in der That

entsteht. Diese Erscheinung kann ich mir auf zwei Weisen erklären. Die eine Erklärung davon sehe ich in der Annahme, dass die Elementarfibrillen in jeder Primitivfibrille durch eine gewisse Zwischensubstanz zusammengekittet werden, welche in der Achsenfibrille äußerst spärlich, in dem Binnengitter aber reichlich vertreten ist. Dieselbe Anzahl von Elementarfibrillen kann also je nach der Menge dieser Substanz bald eine etwas dickere, bald eine etwas dünnere Primitivfibrille bilden. Diese Möglichkeit muss auch in den weiter unten noch zu schildernden Fällen, wo es sich um Verästelungen von leitenden Primitivfibrillen handelt, berücksichtigt werden. Die zweite, wahrscheinlichere Erklärung findet der Leser bei der Besprechung des Neurofibrillengitters in den Sinneszellen weiter unten.

d. Andere Hirudineen.

Von anderen Gnathobdelliden habe ich in Bezug auf das Leitende bloß noch bei *Aulastoma* die Ganglienzellen untersucht. Von den nicht leitenden Theilen ist nur die innere Gliazone etwas von der der *Hirudo*-Ganglienzelle verschieden, indem sie aus dickeren Fibrillen besteht und stärkere Fortsätze auch tiefer in den Zellkörper sendet. Der leitende Theil ist bei *Aulastoma* durch eine größere Dicke der Neurofibrillen, aber weniger reichliche Verzweigungen und Anastomosen ausgezeichnet. Außen- und Binnengitter sind etwas einfacher: die Maschenräume größer, die Maschen weniger zahlreich, noch ungleicher, und die Drähte dicker. Diesen Unterschied zwischen den niedriger und höher stehenden Gliedern derselben Thiergruppe in Betreff des Leitenden habe ich auch in anderen Fällen und auch in den Sinneszellen, Muskelzellen etc. beobachtet. Ganz besonders deutlich werden wir ihn finden, wenn wir weiter unten die Retinazellen von *Hirudo*, *Aulastoma* und *Pseudobranchellion* vergleichen. Im Allgemeinen sind also die niedriger stehenden Glieder einer Gruppe zum anfänglichen Studium und zur Demonstration dieser Verhältnisse geeigneter als die höher stehenden. So sind z. B., um die Wirbelthiere zu nehmen, zur Demonstration der leitenden Primitivfibrillen in den peripherischen Nerven Fische und Amphibien geeignetere Objecte als etwa Säugethiere.

Was weiter die Rhynchobdelliden betrifft, so ist bei ihnen die Zahl und Anordnung der Ganglienzellenpackete im Bauchganglion und auch die Anordnung der typischesten Ganglienzellen sammt den hauptsächlichsten Verästelungen der Stielfortsätze dieselbe, wie bei *Hirudo*. Verschieden ist besonders das Nichtleitende der Ganglienzellen

selbst. Zunächst sind bei ihnen die Kerne der Ganglienzellen so groß, dass der ganze Zellkörper oft nur eine ziemlich schmale Zone um sie herum bildet, worin für eine so reiche Differenzirung des Somatoplasmas in verschiedene Lagen, wie bei *Hirudo*, so zu sagen nicht einmal Raum vorhanden ist. Das ist besonders bei marinen Rhynchobdelliden, namentlich bei *Pontobdella* und in noch höherem Grade bei *Branchellion* und *Pseudobranchellion* der Fall; bei denen des Süßwassers, z. B. bei *Clepsine*, bildet das Somatoplasma doch eine etwas breitere Zone der Zelle.

Bei *Branchellion* sind die Ganglienzellen nicht nur absolut, sondern auch im Verhältnis zur Körpergröße des Thieres kleiner, bei *Pontobdella* absolut und verhältnismäßig ungefähr so groß, bei *Clepsine sexoculata* (der größten in Europa vorkommenden Art der Gattung) verhältnismäßig, bei *Pseudobranchellion* nicht nur verhältnismäßig, sondern auch absolut größer als bei *Hirudo*. Die colossalen Ganglienzellen von *Pseudobranchellion* haben in gewissen Ganglien einen Durchmesser von mehr als 100 μ, stehen also denen von *Lophius* nicht viel nach. Bei *Lophius piscatorius* (Thieren von 30—40 cm Länge) fand ich die größten von einem transversalen Durchmesser von etwa 120 μ. Auch bei den Rhynchobdelliden sind in den einzelnen Ganglienpacketen je zwei colossale Zellen, aber die des vorderen Medianpackets sind nicht größer oder nur unbedeutend größer als die der übrigen.

Es ist merkwürdig, dass die Kerne der Ganglienzellen der marinen Rhynchobdelliden eines eigentlichen, einheitlichen Nucleolus entbehren, wogegen ein solcher bei denen des Süßwassers, z. B. bei *Clepsine*, ebenso wie bei *Hirudo* vorhanden ist. Bei *Pontobdella* ist der Kern voll von kleinen chromatischen Körnchen, die dort, nicht allzu dicht, gleichmäßig im Kernraum vertheilt sind. Bedeutende Unterschiede in der Größe der Chromatinkörnchen kommen nicht vor. Ein Kerngerüst ist nur schwach angedeutet. Bei *Branchellion* finden wir zwischen den kleinen Chromatinkörnchen hier und da einige größere Chromatinschollen. Bei *Pseudobranchellion* fehlen die kleinen Chromatinkörnchen, in jedem Kern sind aber mehrere größere Chromatinschollen, in denen der größten Ganglienzellen kann man von ihnen Dutzende zählen. Sie sind sehr verschieden groß, aber auch die kleinsten bedeutend größer als die Chromatinkörnchen bei *Pontobdella*; die größten erreichen einen Durchmesser von 4 μ. Sie sind sehr verschieden und unregelmäßig gestaltet, manche sind länglich, manche bilden Plättchen. Oft kann man in ihnen ein

kugeliges, achromatisches Korn erkennen. Meist liegen sie in den Knotenpunkten eines deutlichen Kerngerüstes. Alle diese Eigenschaften der Kerne der Ganglienzellen treten am schönsten nach Sublimat- oder Sublimat-Alkohol-Fixirung auf. Sie sind auch für die Kerne der Nerven- und Gliazellen und der Muskelzellen des betreffenden Thieres charakteristisch.

Zum Studium des leitenden Elementes der Ganglienzellen wäre *Branchellion* und *Pseudobranchellion* sehr geeignet, da sie sehr dicke leitende Primitivfibrillen besitzen. Man kann letztere auch leicht in den Stielfortsatz und von hier in das Somatoplasma verfolgen und auch das Neurofibrillengeflecht im Zellleib vom Typus *G* gut sehen. Aber in der Gruppe der kleinen Ganglienzellen vom Typus *K* kann man das Außen- und Binnengitter nur sehr schwer und unvollkommen aus einander halten, weil die geringe Breite der Somatoplasmazone hier noch mehr als in den großen Ganglienzellen hindernd in den Weg tritt. *Clepsine* wäre in dieser Beziehung geeigneter, aber dort sind wieder die leitenden Primitivfibrillen weniger stark und desshalb schon an und für sich schwerer zu verfolgen. So viel kann man indessen überall feststellen, dass in Betreff des leitenden Elementes kein wesentlicher Unterschied zwischen den Ganglienzellen der Gnathobdelliden und der Rhynchobdelliden vorhanden ist.

e. Die Ganglienzellen bei *Lumbricus*.

Die vorausgeschickte These (pag. 594) findet auch bei *Lumbricus* ihre vollkommene Bestätigung. In jede Ganglienzelle treten leitende Primitivfibrillen ein, und es treten von derselben Ganglienzelle solche auch aus. Die austretenden Primitivfibrillen entstehen durch Wiedervereinigung von Ästen der eintretenden. Keine Primitivfibrille geht durch die Ganglienzelle, ohne sich verästelt und an der Bildung eines Gitterwerkes von Neurofibrillen im Zellleib Theil genommen zu haben. Andererseits endigt keine eintretende Primitivfibrille in irgend einer Weise in der Ganglienzelle, noch fängt eine austretende irgendwie in der Ganglienzelle an.

Neben dieser fundamentalen Übereinstimmung giebt es aber sehr interessante Unterschiede in Betreff des Leitenden zwischen den Ganglienzellen von *Lumbricus* und *Hirudo*. Man kann sogar sagen, dass die für *Hirudo* charakteristische Art von Ganglienzellen bei *Lumbricus*, streng genommen, gar nicht vorkommt. Erstens sind bei *Lumbricus* die ein- und austretenden Primitivfibrillen vielleicht nie in demselben anatomischen Fortsatz vereinigt, und zweitens sind die

Neurofibrillen im Zellkörper nicht auf bestimmte Zonen beschränkt, sondern durchweben mit ihrem Gitterwerk und Geäst das ganze Somatoplasma, ohne indessen mit dem Zellkern irgendwie in Berührung zu kommen.

Außer diesen Unterschieden giebt es noch welche auch in Betreff des Nichtleitenden, die aber zum großen Theil bloß eine Folge der vorigen sind. Obwohl uns hier hauptsächlich das Leitende interessirt, halten wir es, um dem Leser von diesem einen richtigen Begriff geben zu können, doch für nothwendig, mit einigen Worten auch die sonstigen anatomischen und histologischen Verhältnisse der Ganglienzellen bei *Lumbricus* zu erwähnen, zumal da sie diesen eine größere Ähnlichkeit mit den typischen Ganglienzellen des Centralnervensystems von Wirbelthieren verleihen.

Leider sind die Ganglienzellen von *Lumbricus* bedeutend kleiner, als die von *Hirudo*. Bei einem colossalen Exemplar von mäßig gestreckt 20 cm Länge und etwas vor dem Clitellum 1 cm Breite erreichte der äquatoriale Durchmesser der größten Ganglienzellen, z. B. derjenigen im ventralen Median- oder Paramedianfeld, nicht einmal 50 μ; für die große Mehrheit der Ganglienzellen schwankt diese Dimension zwischen 15 und 20 μ, bei sehr vielen geht sie nicht über 8 μ. Allerdings ist der Zellkörper bei vielen nicht isodiametrisch, wie bei *Hirudo*, sondern in der Richtung eines gewissen Fortsatzes, den wir wegen seiner wahrscheinlichen Bedeutung bei den betreffenden Zellen Eintrittfortsatz oder Ableitfortsatz nennen werden, mehr oder weniger in die Länge gezogen, aber meist kaum doppelt so lang, wie der äquatoriale Durchmesser. Solche längliche Ganglienzellen, die birnförmigen bei *Lumbricus*, mit dem Ableitfortsatz (nicht Austrittfortsatz, s. w. u.) als Stiel der Birne, sind demnach an ihrem Scheitelpole wie bei *Hirudo* abgerundet, gegen den Stielpol aber zugespitzt, so dass der Zellkörper ganz allmählich in den Fortsatz übergeht.

Obgleich also ein Theil der Ganglienzellen von *Lumbricus* im Ganzen und Großen birnförmig genannt werden kann, kommen unipolare in Bezug auf das Leitende vielleicht gar nicht vor. Wenn in transversalen Schnitten, in welchen man die meisten birnförmigen sieht, viele unipolar zu sein scheinen, mit dem Stielfortsatz gegen die centrale Fasermasse gerichtet, so kommt das daher, dass die übrigen Fortsätze mehr oder weniger schräg longitudinal rostrad oder caudad gerichtet sind. In sagittalen oder noch besser in frontalen Schnitten sieht man natürlich auch diese und außerdem ge-

legentlich auch den queren Fortsatz. Manche Ganglienzelle hat sogar ziemlich zahlreiche Fortsätze. So zählte ich an den großen Ganglienzellen des Median- oder Paramedianfeldes nicht selten in einem 10 μ dicken frontalen Schnitt 6—8 Fortsätze.

Der Zellkörper verjüngt sich nicht nur gegen den quer gerichteten Fortsatz; er zieht sich auch an den Stellen, wo die anderen Fortsätze entspringen, zipfelförmig aus, erscheint also nicht kugelig, wie bei *Hirudo*, sondern mehr polygonal. Der quere Fortsatz ist in der Regel der stärkste, meist ist aber der Unterschied zwischen diesem und den übrigen keineswegs so groß, wie zwischen dem Stielfortsatze und den vom Zellkörper direct entspringenden Nebenfortsätzen bei *Hirudo*. Der stärkste Fortsatz ist, wie er auch gerichtet sei, von den übrigen auch histologisch verschieden, und zwar ist dieser Unterschied auch ohne Differenzirung des Leitenden sichtbar, ebenso wie der zwischen dem Axon und den Dendriten bei den höheren Wirbelthieren. Er ist ebenso achromatisch und homogen, wie der Stielfortsatz bei *Hirudo*, wogegen die übrigen als directe Fortsetzung des Zellkörpers, der ziemlich chromatischen Außenzone desselben, erscheinen. Der homogene und achromatische Fortsatz enthält sehr oft eine starke Primitivfibrille, die nicht selten direct in einen peripherischen Nervenstamm zu verfolgen ist, in welchem sie den für die motorischen Primitivfibrillen weiter oben festgestellten Charakter besitzt. Nun ist aber eine motorische Primitivfibrille sicher cellulifugal leitend, demnach kann man einen solchen Fortsatz wohl als ableitend bezeichnen. Mit dieser physiologischen Bedeutung ist aber keineswegs nothwendigerweise auch die histogenetische verbunden, dass etwa durch andere Fortsätze in die Ganglienzelle eingetretene leitende Elementarfibrillen in diesem Fortsatze aus der Zelle heraustreten würden. Es kommt mir im Gegentheil wahrscheinlicher vor, dass die Neurofibrillen mit diesem Fortsatze in die Ganglienzelle hineinwachsen und mit den anderen aus ihr herauswachsen. Es ist gewissermaßen das centrale Ende einer Nervenspindel oder eines Astes von einer solchen, welches in seinem centripetalen Wachsthum die Ganglienzelle erreicht, den etwa früher vorhandenen protoplasmatischen Fortsatz derselben zurückdrängt und sich — bei *Hirudo* kelchförmig erweitert — an die Zelle schmiegt, aber von ihrem Somatoplasma dauernd mehr oder weniger auffällig verschieden bleibt. In den anderen Fortsätzen, wo dieselben Neurofibrillen aus der Zelle wieder herauswachsen, wird dagegen das Somatoplasma irgendwie mit hervorgeschoben, und desshalb setzt es sich in diesen

Fortsätzen eine Strecke weit fort. In ihrem weiteren Verlaufe bestehen die Austrittfortsätze ebenso, wie die Eintrittfortsätze bloß aus den leitenden Primitivfibrillen, umgeben oder mit einander verkittet von der Peri- oder Interfibrillärsubstanz, welche nichts mit dem Somatoplasma zu thun hat. — Ein in physiologischer Hinsicht ableitender Eintrittfortsatz kann natürlich ebenso gut sensorische, wie motorische oder andere Primitivfibrillen führen.

Weiter unterscheidet sich die Ganglienzelle von *Lumbricus* von der von *Hirudo* dadurch, dass sie einer der inneren Gliazone bei *Hirudo* entsprechenden Membrana propria entbehrt. Sie ist bloß von einer der äußeren Gliazone entsprechenden, losen und nicht eng anliegenden Gliahülle, einem intercellulären Gliagewebe umgeben. Demnach werden auch die Fortsätze nicht von einer für sie besonders differenzirten Gliascheide umgeben. Von den bei *Hirudo* beschriebenen Zonen des Somatoplasmas ist eine äußere Chromatinzone bei den meisten Ganglienzellen von *Lumbricus* vorhanden, aber weniger breit und deutlich als bei *Hirudo*. Auf sie folgt ein sehr deutlich und ungleich wabiges, blasses Somatoplasma und endlich um den Kern herum wieder ein feinkörniges, stark chromatisches. Der Kern befindet sich in der Regel nicht in der Mitte der Zelle, sondern excentrisch, dem Ableitfortsatze genähert. In den birnförmigen Ganglienzellen mit radiär gegen die centrale Fasermasse gerichtetem Ableitfortsatz ist er in den gegen den Fortsatz zu verjüngten Theil der Zelle hineingeschoben, und daher erscheint dieser ganze verjüngte Theil der Zelle stark chromatisch. Es giebt übrigens eine große Anzahl Ganglienzellen bei *Lumbricus*, die überhaupt sehr wenig chromatisches Somatoplasma besitzen; bei ihnen ist letzteres dazu noch besonders weitwabig und daher in z. B. mit meiner Hämateïnlösung I. A tingirten Präparaten äußerst schwach gefärbt. Dagegen sind gerade diese Zellen zum Studium der Neurofibrillen im Zellleib besonders geeignet, weil sie auch nach Goldchloridbehandlung viel blasser bleiben, als die anderen.

Der Kern ist verhältnismäßig größer als bei den gnathobdelliden, aber nicht so groß wie bei den rhynchobdelliden Hirudineen. Er hat denselben histologischen Charakter, wie der der Süßwasseregel: er ist ziemlich leer, mit deutlichem Kerngerüst, fester Membran und einem ziemlich großen Nucleolus (größeren als bei *Hirudo*) und sonst wenigen, chromatischen Körnchen. Der Nucleolus ist meist zwar auch excentrisch gelegen, aber nie an die Kernmembran ge-

drückt, geschweige denn dadurch, wie bei *Hirudo*, linsenförmig abgeplattet.

Um auf das Leitende überzugehen, so kann jeder Fortsatz entweder eine Primitivfibrille oder mehrere enthalten, und das gilt sowohl für die Zu- als auch die Ableitfortsätze. Die Zuleitfortsätze enthalten indessen in der, wie es scheint, Mehrzahl der Fälle nur eine und zwar dünne Primitivfibrille; wenn dagegen der Ableitfortsatz, das heißt z. B. der Fortsatz derselben Zelle, welcher direct in einen peripherischen Nerv hinein zu verfolgen ist, bloß eine Primitivfibrille enthält, so ist diese sehr stark. Es sind aber auch solche Ganglienzellen nicht selten, welche zwei Fortsätze mit je einer starken Primitivfibrille besitzen, außer Fortsätzen mit je einer sehr feinen. Von den starken Primitivfibrillen ist in solchen Fällen die eine vielleicht immer gegen die centrale Fasermasse gerichtet, und die andere begiebt sich direct und, wenn die betreffende Ganglienzelle in der Nähe eines queren Nervenstammes liegt, gelegentlich ohne die Fasermasse zu durchsetzen, in den peripherischen Nerv. Cellulifugal ist wohl nur die eine von beiden, und zwar die direct in den peripherischen Nerv verfolgbare. Die andere muss cellulipetal leiten, da die Neurofibrillen, in welche sie sich beim Eintritt in die Zelle spaltet, nach wiederholten weiteren Spaltungen stets ohne Unterbrechung in die Neurofibrillen zu verfolgen sind, welche sich zur starken Fibrille des anderen Fortsatzes vereinigen, bevor sie die Ganglienzelle verlassen. Enthält der Ableitfortsatz mehrere Primitivfibrillen, welche bald gleich dünn, bald verschieden dick sind, so vertheilen sich diese meist in der centralen Fasermasse.

Die Primitivfibrillen, die sich an der Bildung des Neurofibrillengitters im Somatoplasma einer Ganglienzelle betheiligen, können also zum Theil in einen peripherischen Nerven, zum Theil in die centrale Fasermasse verfolgt werden. Im ersteren Fall können sie im Nerven sowohl als motorische, als auch, allerdings viel seltener, sensorische Primitivfibrillen erscheinen. Im letzteren Fall gehen sie entweder in das diffuse Elementargitter desselben Ganglions oder in longitudinaler Richtung in das nächste oder ein entfernteres Ganglion über. Auch ein dritter Fall ist leicht zu constatiren: die Primitivfibrille kommt aus einem der drei Neurochorde.

Die Neurochorde enthalten nämlich außer sehr dünnen Primitivfibrillen eine Anzahl starker, meist trotz ziemlicher Streckung des Thieres sehr kleinwellig, aber im Ganzen in gerader Richtung ver-

laufender Primitivfibrillen in axialer Lage, und diese starken Primitivfibrillen sieht man in frontalen Schnitten besonders deutlich (aber auch in transversalen oft sehr schön) an verschiedenen Punkten aus dem Neurochord durch dessen dicke Gliascheide heraustreten und in der Fasermasse in transversaler Richtung eine Strecke weiter gehen.

Abbildungen von allen bei *Lumbricus* vorkommenden Formen von Ganglienzellen kann ich diesmal, um die Tafelzahl der Abhandlung nicht über das Unumgängliche wachsen zu lassen, nicht geben, auch kann ich alle Variationen des Neurofibrillengitters im Somatoplasma nicht beschreiben. Ich beschränke mich also auf die Abbildung und Schilderung von einigen wenigen concreten Formen nach Goldchloridbehandlung der Schnitte.

In Fig. 6 Taf. 26 versuchte ich das mikroskopische Bild einer Ganglienzelle in Form und Farbe bei einer sehr starken, mehr als 2000fachen Vergrößerung aus einem Goldchloridschnitt mit kurzer Nachfärbung in meiner Hämateïnlösung I wiederzugeben. Der Kern ist nicht äquatorial durchgeschnitten, und desshalb erscheinen seine Contouren, trotz der starken Kernmembran, wenig scharf. Im Kerngerüst und im Kernkörperchen wurde die Goldchloridtinction durch die Hämateïnfärbung verdeckt. Letztere macht sich im Zellkörper in der chromatischen Außenzone und in der noch mehr chromatischen Umgebung des Kernes gegen den Fortsatz *af* zu durch eine bläuliche Beimischung zur mehr röthlichvioletten, blassen Goldchloridfärbung des Somatoplasmas geltend. Weitere Einzelheiten der Structur desselben wurden, um die Neurofibrillen nicht undeutlich zu machen, nicht eingetragen. Man sieht, dass die Contouren eines jeden Fortsatzes wegen des Mangels einer Gliascheide, wie sie bei *Hirudo* vorkommt, sehr verschwommen sind, und in ihm nur die leitenden Primitivfibrillen scharf hervortreten. Durch die starke Vergrößerung wurde deren Farbe zu einem dunklen Rothviolett diluirt. Der Ableitfortsatz führt die starke motorische Primitivfibrille *af* (Achsenfibrille, weil sie der bei *Hirudo* im Typus *K* in der Achse des Fortsatzes verlaufenden und dem Achsencylinderfortsatz einer Wirbelthierganglienzelle entspricht). Diese fängt erst an sich zu verästeln, nachdem sie bereits in das Somatoplasma eingedrungen ist. Bei anderen Ganglienzellen beginnt die Verästelung schon im Fortsatze, wie gelegentlich auch bei *Hirudo*. Es wurden sämmtliche Neurofibrillen, die sich in der Schnittdicke (5 μ) im Somatoplasma befanden oder wenigstens sichtbar gewesen sind, genau mit

dem Zeichenapparat, auf die Zeichenfläche projicirt, eingezeichnet. Man sieht, dass sie alle Äste von höherer oder niedrigerer Ordnung der Primitivfibrille *af* sind. Queranastomosen zwischen den einzelnen Ästen waren hier nicht sichtbar. Diese Äste gehen entweder einzeln oder zu mehreren in die zuleitenden Primitivfibrillen *df* (diejenigen also, die in histogenetischer Hinsicht die austretenden sind) über, welche ebenfalls entweder zu mehreren oder je eine von ihnen den leitenden Inhalt der übrigen Fortsätze, die den Dendriten der Wirbelthierganglienzelle entsprechen dürften, bilden. Sämmtliche Fortsätze enthalten also leitende Primitivfibrillen, und zwar dieselben leitenden Elementarfibrillen, welche in der starken Ableitfibrille zu einer Primitivfibrille vereinigt sind. Demnach wäre es ganz unberechtigt, den Fortsatz mit der Primitivfibrille, die man in einen peripherischen Nerv verfolgen kann, allein Nervenfortsatz zu nennen und die übrigen unter dem Namen protoplasmatische Fortsätze ihnen entgegenzustellen. Letztere sind bloß in der Hinsicht protoplasmatisch zu nennen, dass in ihnen das Somatoplasma eine Strecke weit die leitenden Primitivfibrillen begleitet. Leitend sind sie aber sicher alle; ob welche von ihnen durch das Somatoplasma auch zu einer nutritiven Function befähigt sind, ist fraglich: eine mögliche, aber gewiss nur nebensächliche Bedeutung.

In Fig. 8 Taf. 28 habe ich bei 1500facher Vergrößerung, bloß auf das Leitende Gewicht legend, vier Ganglienzellen abgebildet, wie sie neben einander in der Nähe einer Nervenwurzel liegen. Die Primitivfibrillen *mpf* (motorische Primitivfibrillen) sind in diese zu verfolgen. In *c* ist der Kern ziemlich äquatorial, in *d* mehr tangential, in *a* und *b* gar nicht getroffen. Die Neurofibrillen sind in diesen Zellen so zahlreich, dass ich nicht sämmtliche in der Schnittdicke von 5 μ enthaltenen einzeichnen wollte, damit das Bild nicht zu complicirt würde. Auch konnten die dünnsten bei dieser Vergrößerung wegen Mangel an Licht schwer mit dem Zeichenapparat verfolgt werden. Quere Anastomosen zwischen benachbarten oder entfernteren Neurofibrillen, Ästen der eingetretenen Primitivfibrillen, sind besonders in Zelle *d* deutlich, kommen aber auch in den anderen vor. Die Neurofibrillen, welche in der Zelle zu endigen scheinen, sind schräg abgeschnittene Drähte des Gitters, die sich aus dem Niveau der Schnittfläche herausheben. Die Punkte sind optische Querschnitte oder verticale Projectionen von auf- oder absteigenden, eventuell quer durchschnittenen Drähten des Gitters. Zelle *d* besitzt, wie man sich durch Ergänzung der Zelle aus den benachbarten Schnitten überzeugt, keinen Fortsatz mit starker Primitivfibrille

wie *a*, *b* und *c*, dagegen mehrere mit ein oder mehr dünnen Primitivfibrillen, wie die mit *df* bezeichneten. Die meisten von diesen haben eine dorsale oder ventrale Richtung. Auch der Ableitfortsatz mit mehreren dünnen Primitivfibrillen ist bei dieser Zelle schräg dorsal gerichtet und entspringt im folgenden Schnitt an der in der Zeichnung mit zwei Sternchen markirten Stelle. Die Zelle *c* hat einen Fortsatz mit starker, im folgenden Schnitt in einen Nervenstamm verfolgbarer Primitivfibrille, die sich schon im Fortsatz, bevor sie die Ganglienzelle erreicht, in mehrere dünnere spaltet, von welchen in dem Schnitt bloß zwei enthalten sind; die übrigen befinden sich im folgenden. Die anderen Fortsätze mit dünnen Primitivfibrillen sind auch bei dieser Zelle meist dorsad und ventrad gerichtet, also nach frontalen Schnitten nicht zu zeichnen. Zelle *b* hat zwei Fortsätze mit je einer starken Primitivfibrille, die sich erst im Somatoplasma verzweigen. Die Zweige der einen, wahrscheinlich motorischen, in denselben Nervenstamm, wie bei *c*, hinein verfolgbaren Primitivfibrille sammeln sich nach Durchschreitung der Zelle in verschiedener Richtung unter Bildung eines Neurofibrillengitters zur anderen dicken Primitivfibrille, welche bei einer Krümmung quer abgeschnitten ist. Von Zelle *b* tritt eine sehr dünne Primitivfibrille in Zelle *c* über. Zelle *a* ist vom selben Typus, wie *b*. Die gegen die centrale Fasermasse gerichtete Primitivfibrille tritt bei dem Sternchen im folgenden Schnitt aus der Zelle. Diese ist schräg durchschnitten, daher die scheinbar freien Enden von Neurofibrillen im Somatoplasma (in der Figur oben).

In Fig. 9 Taf. 28 ist eine etwas anders geformte, aber zum Typus der Zelle *b* in Fig. 8 gehörende Ganglienzelle abgebildet, bei welcher die eine starke Primitivfibrille *mpf III* innerhalb der Schnittdicke ziemlich weit in einen Nervenstamm vordringt und die andere *mpf* (?) in der Fasermasse longitudinal verläuft, hier schräg abgeschnitten, aber im folgenden Schnitt wieder aufzufinden ist. Aus dem Neurofibrillengitter im Somatoplasma treten hier mehrere sehr dünne Primitivfibrillen *df* aus, deren weiteres Schicksal nicht zu ermitteln ist. *mpf I* und *mpf II* sind cellulifugale, wahrscheinlich motorische Primitivfibrillen, die, wie *mpf III* von der hier gezeichneten Ganglienzelle, von anderen, entfernter von dem Nervenstamm, in den die Primitivfibrillen hineingehen, liegenden kommen. Einige sensorische Bündel, die vom Nervenstamm (vom linken caudalen Nervenstamm des Somits: *cnsl*) in die centrale Fasermasse gehen, sind hier auch angedeutet und mit *sb* bezeichnet.

Endlich habe ich in Fig. 7 Taf. 27 ein besonders lehrreiches mikroskopisches Bild wiedergegeben: eine von den großen Ganglienzellen des Medianfeldes mit nicht weniger als acht Fortsätzen in der Dicke (10 μ) eines frontalen Schnittes. Man sieht hier mit der größten Deutlichkeit, dass jeder Fortsatz eine oder mehr Primitivfibrillen enthält, welche alle an der Bildung des Neurofibrillengitters im Somatoplasma Theil nehmen, dass also alle Fortsätze leitend sind. Die dicken, longitudinal gerichteten Fortsätze γ und δ enthalten eine größere Anzahl von Primitivfibrillen, die sich, so weit man sie verfolgen kann, nicht zu einer Fibrille vereinigen und auch nicht convergiren, was auf eine spätere Vereinigung im Fortsatz schließen ließe. α und β enthalten je eine Primitivfibrille, die sich, in dem hier zipfelförmig ausgezogenen Zellkörper angelangt, in mehrere stark divergirende Neurofibrillen spalten. Die Primitivfibrille des Fortsatzes α ist von sehr weit her in der Schnittdicke zu verfolgen. In der entferntesten Strecke, wo sie im Schnitte erscheint, ist sie noch bedeutend dicker, sie giebt aber unterwegs mehrere Seitenäste ab und wird dadurch immer dünner. Ich habe sie mit *spf* (?) bezeichnet, weil sie mir eher sensorisch als motorisch zu sein scheint. Ihre Natur will ich aber ebenso wie die der mit *mpf* (?) bezeichneten in den Fig. 8 und 9 Taf. 28 vorläufig dahin gestellt lassen. Ich habe in dieser Fig. 7 Taf. 27 auch nicht alle Neurofibrillen eingezeichnet, welche sogar bei 1500facher Vergrößerung mit dem Zeichenapparat zu verfolgen waren. Die Strecken über dem Kern habe ich, um die Kernstructur hervortreten lassen zu können, ganz weggelassen. Auf den ersten Blick schien es mir, als ob ein Ast der Primitivfibrille in β direct in den Fortsatz γ einbiegen würde. Bei näherer Untersuchung stellte es sich aber heraus, dass zwei Primitivfibrillen, die eine aus β, die andere aus γ kommend, dicht über einander eine Strecke weit parallel verlaufen, nachher aber verschiedene Richtungen einschlagen.

f. Die Ganglienzellen der Wirbelthiere.

Meine Beobachtungen über die Ganglienzellen der Wirbelthiere will ich im später zu veröffentlichenden zweiten Theil dieser Arbeit eingehender mittheilen. Hier will ich bloß die Ganglienzellen des Rückenmarkes und der Medulla oblongata von *Lophius*, *Triton* und *Bos* zum Vergleich herbeiziehen und die fundamentale Übereinstimmung ihres Baues, namentlich des Verhaltens des leitenden

Elementes in ihnen mit dem Baue der Ganglienzellen von *Hirudo* und *Lumbricus* zeigen.

Die Grundthese, dass leitende Primitivfibrillen in die Ganglienzelle auf dem Wege der anatomischen Fortsätze eindringen, sich dort in dünnere Neurofibrillen spalten, in ein Neurofibrillengitter im Somatoplasma übergehen, und die Elementarfibrillen dieses Gitters sich wieder zu Primitivfibrillen sammeln, die die Ganglienzelle verlassen, finden wir auch bei Wirbelthieren bestätigt. Dieses Verhalten ist in meinen Präparaten so deutlich sichtbar, dass darüber ebenso wenig wie bei *Hirudo* und *Lumbricus* ein Zweifel möglich ist. Nur ist es nicht so leicht zu sehen; Wirbelthiere sind eben zum Demonstriren davon weniger geeignete Objecte als Wirbellose, namentlich Hirudineen und *Lumbricus*.

In Betreff der Anordnung des Neurofibrillengitters im Somatoplasma haben wir zwei Hauptformen von Ganglienzellen kennen gelernt: die eine bei Hirudineen, die andere bei *Lumbricus*. Die Ganglienzellen im Rückenmark von sämmtlichen Wirbelthieren, die ich untersucht habe, zeigen im Wesentlichen die letztere Form, indem erstens bei ihnen das Neurofibrillengitter das ganze Somatoplasma durchwebt und nicht bloß auf bestimmte Zonen desselben beschränkt ist, und zweitens die zu- und ableitenden Primitivfibrillen in der Regel nicht im selben anatomischen Fortsatz der Zelle vereinigt, sondern auf verschiedene vertheilt sind.

Einzelne unipolare Ganglienzellen kommen aber, wie schon erwähnt, auch bei *Lophius* sogar im Rückenmark vor. Bei diesen sind aber die Primitivfibrillen nur eine verhältnismäßig kurze Strecke alle im Stielfortsatz der birnförmigen Zelle vereinigt. Bald weichen die zuleitenden Primitivfibrillen in mehreren Ästen des Stielfortsatzes von den ableitenden, die später auch auf mehrere Äste vertheilt werden können, ab. Dagegen verlaufen die zu- und ableitenden Primitivfibrillen bei den colossalen Ganglienzellen von *Lophius* lange im gemeinsamen Stielfortsatz. Diese Zellen bieten das beste Beispiel von unipolaren Ganglienzellen bei Wirbelthieren. Direct vom Zellkörper entspringende Nebenfortsätze besitzen sie überhaupt nicht. Die Gebilde, welche früher als solche beschrieben wurden, sind Kunstproducte, welche dadurch entstehen, dass der schrumpfende Zellkörper radiäre protoplasmatische Fäden zurücklässt, welche ihn mit der bindegewebigen Umhüllung, die im Leben die Zelle eng, ohne Zwischenraum umgiebt, verbinden. Die Ursache davon, dass die colossalen Ganglienzellen den typischen Ganglienzellen der

Hirudineen so ähnlich sind, wird wohl dieselbe sein, welche die zu- und ableitenden Fortsätze bei den letzteren in einen Stielfortsatz vereinigt hat. Befinden sich ja auch die colossalen Ganglienzellen von *Lophius* nicht innerhalb des Rückenmarkes, sondern in der dorsalen Rinne zwischen den beiden Markhälften und sind demnach nicht, wie die meisten anderen Ganglienzellen des Rückenmarkes, allseitig vom leitenden Gewebe umgeben.

Auch bei Wirbelthieren besitzt jede Ganglienzelle des Rückenmarkes meist einen Fortsatz (seltener mehr), in welchen sich das Somatoplasma nicht fortsetzt, welcher daher vom selben mehr oder weniger scharf abgegrenzt ist. Die Substanz dieses Fortsatzes ist, wenn die leitenden Primitivfibrillen darin nicht färberisch differenzirt sind, wenn sie also der Beobachtung vollkommen entgehen, bei Wirbelthieren ebenfalls homogen, ziemlich compact und achromatisch. Desshalb erscheint er in meinen Hämateïnpräparaten ohne Differenzirung der Neurofibrillen den anderen Fortsätzen gegenüber sehr blass. Je mehr er sich indessen von der Ganglienzelle entfernt, um so mehr Farbe nimmt er an, aber eine von der der chromatischen Bestandtheile der Zelle verschiedene, mehr röthliche Farbe. Auch wird er allmählich dicker, bleibt aber innerhalb des Rückenmarks und bis in die motorische Wurzel hinein sehr compact. Erst im späteren peripherischen Verlauf weichen die Primitivfibrillen darin mehr von einander, wodurch bei gleichzeitigem Weicher- bis Flüssigwerden der Interfibrillärsubstanz sein Durchmesser bedeutend wächst und er so den motorischen Achsencylinder bildet, wie man ihn z. B. im Ischiadicus, etwa nach Osmiumfixirung antrifft, wobei die Interfibrillärsubstanz nicht schrumpft und die Primitivfibrillen daher nicht eng zusammengeklebt werden, was in den peripherischen Achsencylindern vielleicht immer ein künstlich hervorgerufener Zustand ist.

Der achromatische Fortsatz wird aber nicht immer zu einem motorischen Achsencylinder. Bei gewissen Zellen bleibt er im Rückenmark und verästelt sich dort. Die letzteren achromatischen Fortsätze sind indessen von den übrigen Fortsätzen ihrer Ganglienzelle weniger verschieden als die anderen. Überhaupt ist der Unterschied zwischen dem achromatischen Fortsatz und den übrigen Fortsätzen geringer bei niederen Wirbelthieren, z. B. bei *Lophius* und *Triton*. Auch finden wir bei diesen keine scheibenförmige oder keulenförmige Verdickung am proximalen Ende des achromatischen Fortsatzes, welcher sich, z. B. beim Kalb, in dieser Form an den Zellkörper legt oder in diesen eindringt.

Die übrigen Fortsätze der Ganglienzelle könnte man chromatische nennen, da die FLEMMING-NISSL'schen chromatischen Formationen mit dem Somatoplasma, wie bekannt, mehr oder weniger weit in sie eindringen: beim Kalb z. B. viel weiter als bei *Lophius* und *Triton*. Bei letzteren hört auch das Somatoplasma früher auf den Fortsatz zu begleiten, welcher nachher außer aus den leitenden Primitivfibrillen bloß aus Interfibrillärsubstanz besteht, also aus leitender Substanz, wie der achromatische Fortsatz vom Anfang an.

Das sogenannte Axoplasma ist demnach in keinem Falle eine Fortsetzung des Somatoplasmas der Ganglienzelle; mit der Kernsubstanz hat es natürlich noch weniger zu thun. Es besteht nämlich stets aus einer mehr oder weniger wasserreichen und desshalb bald festeren, bald nahezu flüssigen oder sogar ganz flüssigen Interfibrillärsubstanz mit den in dieser eingebetteten leitenden Primitivfibrillen.

Die Ganglienzellen des Rückenmarkes der Wirbelthiere sind denen von *Lumbricus* auch darin ähnlich, dass sie keine der inneren Gliazone bei Hirudineen entsprechende Membrana propria besitzen, sondern bloß vom mehr oder weniger dichten interstitialen Gliageflechte umgeben werden. Während des Lebens füllen sie den für sie frei gebliebenen Raum im interstitialen Gliagewebe stets vollkommen aus; ein pericellulärer Lymphraum ist höchstens virtuell vorhanden. Wenn die Ganglienzelle im Präparat den vom interstitiellen Gliageflecht freigelassenen Raum nicht ganz ausfüllt, so ist sie wohl meist geschrumpft, eventuell in Atrophie begriffen. Die mit den verschiedenen physiologischen Zuständen möglicherweise Hand in Hand gehende periodische Ab- und Zunahme des Volums der Ganglienzelle kann bei der Beschaffenheit der interstitiellen Glia auch dann erfolgen, wenn letztere stets in unmittelbarer Berührung mit dem Körper der Ganglienzelle bleibt.

Während nun bei *Hirudo* und *Lumbricus* die chromatischen Formationen aus feinen Körnchen bestehen, die in gewissen Zonen dicht in das Somatoplasma eingebettet sind und sich durch die das Kernchromatin färbenden Mittel intensiv tingiren lassen, finden wir bei den Wirbelthieren größere chromatische Schollen von sehr verschiedener Form, auf welche zwar FLEMMING zuerst aufmerksam gemacht, die aber NISSL zuerst eingehender untersucht hat. In den chromatischen Fortsätzen nehmen sie dadurch, dass sie sich dem Zwischenraum zwischen den parallelen leitenden Primitivfibrillen anpassen, ihre längliche Spindel- oder Stäbchenform an. Im eigent-

lichen Zellkörper bilden sie auch bei meinen Objecten sehr oft rhombische Plättchen oder Klumpen, welche an ihren Ecken feine Fortsätze in das umgebende Somatoplasma senden. Sie sind gewissermaßen wie kleine Chromatophoren gebaut und bestehen wahrscheinlich aus besonders dichtem Somatoplasma, worin feine, sich stark tingirende Körnchen eingebettet sind. Bei *Lophius* befinden sie sich vielleicht in den meisten Ganglienzellen des Rückenmarks in einer subperipherischen Zone, wo sie oft bloß eine Lage bilden; in anderen Ganglienzellen sind sie, wie beim Kalb, im ganzen Somatoplasma anzutreffen. In den colossalen Ganglienzellen von *Lophius* fehlen sie. Bei *Triton* sind sie viel spärlicher als beim Kalb — wo sie übrigens in gewissen Zellen auch wenig zahlreich sind — aber auf das ganze Somatoplasma ungleichmäßig vertheilt.

Bei *Lophius* (mit Ausnahme der colossalen Ganglienzellen) und beim Kalb ist der Zellkern, wie bei *Hirudo*, eher klein zu nennen und er ist auch nach demselben Typus gebaut: ein großes Kernkörperchen, Kerngerüst mit wenigen kleinen Chromatinkörnchen. Bei *Triton* ist er dagegen verhältnismäßig sehr groß; in manchen Ganglienzellen bildet das Somatoplasma wie bei *Pontobdella* eine ganz schmale Zone um den Kern herum, welcher anstatt eines großen Kernkörperchens mehrere kleine (3—5) Nucleolen besitzt und neben einem weniger deutlichen Kerngerüst zahlreiche kleine Chromatinkörnchen enthält.

Die Ganglienzellen von *Triton* wären, da die Primitivfibrillen verhältnismäßig dick sind, zum Studium des Neurofibrillengitters ziemlich geeignet, wenn sie nicht so klein wären und das Somatoplasma keine so schmale Zone bildete. Geeigneter sind die Ganglienzellen von *Lophius*, welche recht groß, obwohl — mit Ausnahme der eigentlich nicht einmal im Rückenmark, sondern in der dorsalen Furche zwischen den beiden Markhälften liegenden colossalen — nicht so groß, wie beim Kalb die motorischen Ganglienzellen der ventralen Hörner sind. Auch besitzen sie ebenfalls dickere Neurofibrillen als die vom Kalb, welche desshalb ein ungünstigeres Object sind.

Die Primitivfibrillen der chromatischen Fortsätze, die ich aus demselben Grunde, wie bei *Lumbricus*, auch bei Wirbelthieren die zuleitenden nennen möchte, sind leichter zu unterscheiden und zu verfolgen, als die der achromatischen oder ableitenden. Die Ursache davon ist, dass die Primitivfibrillen in den Anfangs wenigstens dickeren chromatischen Fortsätzen durch einen größeren Zwischenraum von einander getrennt sind, als in dem achromatischen Fort-

satz von geringerer Dicke, in welchem meist sämmtliche auf die oft zahlreichen chromatischen Fortsätze vertheilte Elementarfibrillen vereinigt sind. Bei *Lophius* sind sie, wenigstens am Anfang des achromatischen Fortsatzes, in vielen Ganglienzellen auf einige dicke Primitivfibrillen, die dann natürlich leicht sichtbar sind, vertheilt; aber gelegentlich sieht der achromatische Fortsatz ebenfalls bei *Lophius* beinahe so aus, als ob er eine einzige, sehr dicke Primitivfibrille enthielte, wie bei *Hirudo* und *Lumbricus*. Diese eine dicke ableitende Primitivfibrille ist aber bei *Lophius* doch nie so schwarz tingirt, wie die motorischen Primitivfibrillen bei *Hirudo* und *Lumbricus*, offenbar weil in ihr die die Elementarfibrillen zur Primitivfibrille verkittende Substanz, die sich nicht schwärzt, einen beträchtlicheren Raum einnimmt. Außer der größeren Anzahl der vereinigten Elementarfibrillen trägt vielleicht auch dieser Umstand dazu bei, dass diese einheitliche ableitende Primitivfibrille der *Lophius*-Ganglienzelle doch bedeutend dicker als eine motorische Primitivfibrille bei *Lumbricus* und *Hirudo* ist. Der einzige Unterschied zwischen einem motorischen Achsencylinder von *Lophius* und der motorischen Primitivfibrille von *Lumbricus* und *Hirudo* ist also, dass letztere sämmtliche leitende Elementarfibrillen der betreffenden motorischen Nervenfaser dauernd anatomisch vereinigt, wogegen im ersteren die der betreffenden Nervenfaser zukommenden Elementarfibrillen höchstens Anfangs anatomisch vereinigt, später aber auf eine größere Anzahl von dünnen Primitivfibrillen vertheilt sind.

Das Neurofibrillengitter im Somatoplasma ist schon bei *Lophius* viel dichter und engmaschiger, mit gleichmäßigeren Maschen als bei *Lumbricus*. Nichtsdestoweniger sieht man aber, wie einerseits die zuleitenden Primitivfibrillen der chromatischen Fortsätze, andererseits die ableitenden Neurofibrillen des achromatischen Fortsatzes unter Verästelung in die Drähte des Neurofibrillengitters übergehen.

Schon frühere Autoren haben eine parallele Faserung der chromatischen Fortsätze der Ganglienzellen bemerkt und gesehen, dass diese parallelfaserigen Züge in die Zelle ausstrahlen und sich dort gelegentlich concentrisch anordnen. Damals konnte man die leitenden Primitivfibrillen und das Neurofibrillengitter selbst nicht sehen, die sichtbare faserige Structur wurde aber durch das Vorhandensein derselben verursacht. Man sah eben die Körnchenreihen und die chromatischen Schollen zwischen den leitenden Primitivfibrillen und den Neurofibrillen des intracellulären Gitterwerkes, welche in paral-

lelen Längsreihen, beziehungsweise mehr oder weniger concentrisch angeordnet sein mussten. In dem achromatischen, dem sogenannten Nervenfortsatz konnte die fibrilläre Structur mit denselben Mitteln, wie in den chromatischen, den sogenannten protoplasmatischen Fortsätzen, desshalb schwerer sichtbar gemacht werden, weil sich ja das Somatoplasma mit seinen präformirten Körnchen dorthin nicht fortsetzt, und der Lichtbrechungsunterschied zwischen der Interfibrillärsubstanz und den leitenden Primitivfibrillen nicht groß genug ist, um letztere auch dann unterscheiden zu lassen, wenn sie so eng wie dort zusammengedrängt sind. Je wasserreicher und desshalb weniger lichtbrechend die Interfibrillärsubstanz ist, und je weitere von Interfibrillärsubstanz gefüllte Zwischenräume die leitenden Primitivfibrillen von einander trennen, um so leichter sind letztere auch während des Lebens und in Präparaten ohne färberische Differenzirung sichtbar. Desshalb kann man, wie bereits wiederholt betont wurde, dieselben Primitivfibrillen, welche im Axon innerhalb des Centralnervensystems mit den gewöhnlichen Mitteln nicht darstellbar sind, im peripherischen Achsencylinder mit denselben zur Anschauung bringen.

In neuester Zeit versuchte Dogiel die Neurofibrillen der Wirbelthierganglienzelle, welche ich bei *Lophius* und *Triton* auf dem Leidener Zoologencongress in Schnittpräparaten nach ganz anderen Methoden demonstrirt hatte, in der Retina durch Methylenblautinction nachzuweisen. Leider kann seine Technik erstens nicht zur isolirenden Färbung des Leitenden in der Zelle und in den Fortsätzen führen, wesshalb der größte Theil des Neurofibrillengitters verborgen bleibt. Außerdem können bei seinem Verfahren Schrumpfungen in Folge von Faltungen der Oberfläche hauptsächlich der Fortsätze zur künstlichen Hervorrufung scheinbarer Fibrillen geführt haben. Nach dem, wie ich die Neurofibrillen der Wirbelthierganglienzellen in meinen Schnittpräparaten bei Nachvergoldung und Hämateïn- oder Rubintinction kenne, und wie gewisse vermeintliche Neurofibrillen in Dogiel's Zeichnungen aussehen, kann ich es keineswegs für ausgeschlossen halten, dass diese der optische Ausdruck von Faltungen sind. Der größte Theil der von Dogiel gezeichneten Fibrillen entspricht aber in der That Neurofibrillen, aber nicht einzelnen solchen, sondern mehreren, welche künstlich zu scheinbar einheitlichen Fibrillen verklebt sind. Auch die chromophilen Gebilde, die er in seinen Ganglienzellen beschreibt und zeichnet, sind der Methylenblautinction, wie er sie ausführt, eigen; sie decken

sich nicht nothwendigerweise mit den FLEMMING-NISSL'schen chromophilen Formationen, die man bei vorher fixirten Ganglienzellen darstellt. Dieselben stark gefärbten Gebilde ruft die Methylenblautinction auch in Ganglienzellen der Hirudineen u. a. hervor, welche keine chromatische Substanz in Form von größeren Schollen beherbergen; dieselben Gebilde treten sogar in Bindegewebszellen und Muskelfasern auf, wo sie doch sicher nicht entsprechend präformirten Zellbestandtheilen entsprechen, sondern auf einer stellenweisen Anhäufung des Farbstoffes aus unbekannten Ursachen beruhen. Doch will ich durch weitere Erörterung des Baues der Wirbelthierganglienzellen nicht meiner zweiten, späteren Mittheilung über diesen Gegenstand vorgreifen.

In den sympathischen Ganglienzellen von Wirbelthieren wurden schon vor langer Zeit (seit ARNOLD und BEALE 1863 bei *Rana*) Einrichtungen beschrieben, welche eine gewisse Ähnlichkeit mit der Anordnung des leitenden Elementes in den Ganglienzellen des Typus *K* bei *Hirudo* besitzen. Auch diese Ganglienzellen habe ich beim Frosch nach meiner Goldchlorid- und Hämateïnmethode untersucht. Ich will aber auf die dort gefundenen Verhältnisse in dieser ersten Mittheilung nicht eingehen. Natürlich ist ein anatomischer Zusammenhang der Neurofibrillen mit dem Kern, geschweige denn der übrigens auch von Anderen schon widerlegte Ursprung der sogenannten geraden Nervenfaser aus dem Nucleolus, nicht vorhanden. Wo überhaupt auch bei Wirbelthieren ein Zusammenhang des Axons mit dem Kern beschrieben wurde, handelt es sich um Kunstproducte und falsche Deutung von mikroskopischen Bildern. Quetschpräparate, wie sie zur Demonstration des vermeintlichen Zusammenhanges benutzt wurden, sind für solche Täuschungen die reichste Fundgrube.

Nur Eines möchte ich noch erwähnen. Das Netzwerk, besser Gitterwerk, in welches die Spiralfaser, an der Ganglienzelle angelangt, übergeht, hat man in neuerer Zeit auch mittels der GOLGIschen Schwarzfärbung und mit Methylenblau dargestellt. Man betrachtet es als einen pericellulären Korb. KÖLLIKER fasst es als die Endausbreitung eines Neurons auf, welches in dieser Weise mit einem anderen Neuron in Contact kommt. Der Axon dieses zweiten Neurons ist die sogenannte gerade Faser. Die Spiralfaser wäre also für die sympathische Ganglienzelle die zuleitende, die gerade Faser die ableitende Bahn. Wenn man aber diese Verhältnisse mit den bei Typus *K* der *Hirudo*-Ganglienzellen beschrie-

benen vergleicht, so wird man wohl die Summe der im Stielfortsatz peripherisch verlaufenden dünnen Neurofibrillen als Äquivalent der Spiralfaser, und das Außengitter, in welches sie übergehen, als das des »pericellulären Korbes« betrachten, und dann entspricht die Achsenfibrille, als cellulifugal leitende Bahn, der geraden Faser. Nun wissen wir, dass die Achsenfibrille bei *Hirudo* aus dem perinucleären Binnengitter entspringt, und das Binnengitter durch radiäre Neurofibrillen mit dem Außengitter verbunden ist. Die cellulipetale Bahn steht also bei *Hirudo* mit der cellulifugalen sicher nicht bloß durch Contact, sondern durch den directen Übergang der Neurofibrillen in Verbindung. Nach meinen bisherigen Beobachtungen glaube ich, dass es mir gelingen wird, im Wesentlichen denselben Fibrillenübergang auch bei der sympathischen Ganglienzelle der Wirbelthiere darzuthun. Die Golgi'sche Methode und die Methylenblaufärbung sind ja nicht einmal zum sicheren Entscheiden davon geeignet, ob der »pericelluläre Korb« wirklich außerhalb des Zellkörpers liegt; ich habe ihn zwar ganz peripherisch, aber einige Mal doch sicher im Somatoplasma liegen gesehen. Und vom intracellulären Verlauf der Neurofibrillen kann die Golgi'sche Schwarzfärbung gar nichts und die Methylenblaufärbung, wie sie bisher ausgeführt wurde, äußerst wenig sehen lassen. Die Neurofibrillen, welche aus dem »pericellulären Korb« gegen den Kern zu tiefer in den Zellkörper eindringen, dort ein inneres, das ganze Somatoplasma durchwebendes Neurofibrillengitter bilden und dann in die Fibrillen der geraden Faser übergehen, mussten den bisherigen Beobachtern verborgen bleiben.

D. Anastomosen zwischen Ganglienzellen im Centrum und an der Peripherie.

a. Allgemeines über Anastomosen.

Um von Anastomosen zwischen Ganglienzellen überhaupt auch nur reden zu können, glaubte ich erst die anatomischen Beziehungen des leitenden Elementes zur Ganglienzelle besprechen und feststellen zu müssen. Es können Ganglienzellen mit einander in dieser oder jener Weise anatomisch verbunden sein, ohne dass zwischen ihnen auch eine leitende Verbindung, die conditio sine qua non einer wirklichen nervösen, d. h. leitenden Anastomose existirt. Eine leitende Verbindung kann aber zwischen Zellen überhaupt, wie wir noch des Weiteren sehen werden, und so auch zwischen Ganglienzellen nur

dann vorliegen, wenn die nothwendige histologische Vorrichtung dazu vorhanden ist. Und diese Vorrichtung ist die leitende Primitivfibrille, welche aus dem Neurofibrillengitter im Somatoplasma der einen Zelle austritt und in das Neurofibrillengitter im Somatoplasma der anderen Zelle eintritt oder sich hier wenigstens verästelt, um entweder in Form dieser Äste oder zu einer einheitlichen Fibrille vereinigt wieder aus der Zelle zu treten. Die leitende Anastomose können natürlich gleichzeitig mehrere Primitivfibrillen besorgen, aber eine einzige genügt dazu.

Wie kann sich aber Jemand vergewissern, dass mit der anatomischen Verbindung zwischen zwei Ganglienzellen, die er wahrnimmt, auch die Grundlage der leitenden Verbindung vor ihm liegt, wenn er die leitenden Primitivfibrillen in den Fortsätzen und das Neurofibrillengitter im Somatoplasma nicht auf färberischem, dem bis jetzt einzig möglichen Wege differenziren kann? Jede irgendwie nur vorkommende anatomische Verbindung zwischen zwei Ganglienzellen kann eine leitende sein, sie ist es aber keineswegs nothwendigerweise. Manche Forscher gründeten ihre Behauptungen in Betreff der Anastomosen bloß auf Golgi'sche Bilder, die eine Differenzirung des leitenden Elementes ausschließen, andere auf Methylenblaubilder, die diese Differenzirung bloß im gelungensten Falle, nur nach den von mir vorgeschlagenen Maßregeln zeigen, und viele endlich auf nach den alten Methoden hergestellte Präparate, die das leitende Element ebenfalls nicht sichtbar machen. Keiner von diesen konnte weder das Fehlen, noch das Vorhandensein von nervösen Anastomosen zwischen Ganglienzellen im Centrum oder an der Peripherie beweisen. Haben sie Anastomosen gesehen, so konnten diese auch bloß anatomische, ohne leitende Verbindung gewesen sein; haben sie sie vermisst, so können sie doch existiren, denn zur leitenden Verbindung genügt eine einzige Primitivfibrille. Und diese vermochten sie nicht zu differenziren, zumal da ihnen sogar der ganze Fortsatz, in welchem die Primitivfibrille ihren Weg von der einen Ganglienzelle zur anderen zurücklegt, unbemerkt geblieben sein kann. Oft ist er ja so dünn, dass er bei der einen Methode wegen Mangel an genügender Tinction unsichtbar bleibt und bei der anderen zwar gefärbt ist, aber durchreißt und sich retrahirt.

Von anatomischen Verbindungen zwischen Ganglienzellen kommen nach meinen Beobachtungen an sehr verschiedenen Objecten folgende Formen vor:

1) Beide Ganglienzellen senden einen Fortsatz in dieselbe Nervenfaser (*a*), oder beide liegen derselben Nervenfaser an (*b*).

2) Die Fortsätze von zwei (oder mehr) Ganglienzellen vereinigen sich zu einer Nervenfaser (*a*), oder die eine Ganglienzelle legt sich an den Fortsatz der anderen, damit scheinbar verschmelzend, an (*b*).

3) Ein vom Zellkörper der einen Ganglienzelle abgehender Fortsatz verbindet sie mit dem Zellkörper einer anderen Ganglienzelle, ja sogar können sie durch mehrere Zellbrücken mit einander verbunden sein (*a*), oder die Zellkörper von zwei (gelegentlich mehr) Ganglienzellen liegen durch Zellbrücken verbunden dicht bis zur Berührung neben einander (*b*), oder sie verschmelzen ganz mit einander (*c*) zu einer Gruppe von verschiedener, oft hufeisenförmiger Gestalt.

4) Die Verbindung von zwei Ganglienzellen vermitteln ihre Fortsätze entweder durch Seitenäste oder durch Endäste.

5) Die Fortsätze von beiden Ganglienzellen gehen durch wiederholte Verästelung in ein gemeinsames Gitterwerk (nicht Geflecht, s. weiter oben) über.

Die ersten drei Hauptformen kommen besonders im peripherischen Nervensystem vor, von 3 sind vereinzelte Fälle auch im Centralnervensystem zu finden. 4 und 5 sind dagegen besonders für das Centralnervensystem charakteristisch; 4 ist verhältnismäßig selten zu sehen, 5 ist die hauptsächlichste Art und Weise der leitenden Verbindung zwischen verschiedenen Ganglienzellen.

b. Beispiele von leitenden und nicht leitenden Anastomosen.

1, 2 und 3 sind in der Darmwand von *Pontobdella* sehr häufig und besonders leicht zu demonstriren. Von allen dreien habe ich Fälle gesehen, wo mit der anatomischen Verbindung der Ganglienzellen keine leitende einherging, wo ich trotz einer tadellosen färberischen Differenzirung des leitenden Elementes den Übergang irgend einer leitenden Primitivfibrille aus dem Neurofibrillengitter der einen Ganglienzelle in das der anderen nicht zu sehen vermochte.

1 b kommt in der Darmwand von *Pontobdella* in der Weise vor, dass eine oder mehr Primitivfibrillen einer Nervenfaser oder eines dünneren oder dickeren Nerven in den Zellkörper einer anliegenden Ganglienzelle eintreten und dort in das Neurofibrillengitter übergehen; aus dem Neurofibrillengitter treten dann wieder eine oder mehr Primitivfibrillen aus, biegen in die Nervenfaser oder in den Nerv wieder

ein und setzen ihren Weg neben den Primitivfibrillen, die an der Ganglienzelle bloß vorbeigingen, weiter fort, bis sie nach einer kürzeren oder längeren Strecke in eine andere, dem Nerv anliegende Ganglienzelle in derselben Weise, wie in die erstere eintreten. Manchmal gehen sie an der zweiten Ganglienzelle einfach vorbei, und in diese treten andere Primitivfibrillen ein. Dann ist eben zwischen den beiden Ganglienzellen keine leitende Anastomose vorhanden; eine solche kann aber zwischen ihnen und anderen am Nerv oder anderswo liegenden Ganglienzellen existiren.

Den eben geschilderten Fall illustrirt Fig. 10 Taf. 28, die genaue Wiedergabe einer Stelle des bereits über 10 Jahre alten Präparates von der frisch vergoldeten Darmwand von *Pontobdella* (nach einer sehr schwierigen Methode der Vorvergoldung), welches weiter oben schon zur Demonstration der leitenden Primitivfibrillen überhaupt herangezogen wurde. Die eine Ganglienzelle *gz 1* liegt seitlich am Nerv *n* gerade dort, wo er sich in die zwei Äste *n 1* und *n 2* spaltet; *gz 2* liegt im Präparat unter dem Ast *n 1*, damit anatomisch ebenso wie *gz 1* verbunden. Die Fortsetzung von *n 1* jenseits von *gz 2* ist mit *n 3* bezeichnet. Einzelne Primitivfibrillen biegen, von *n* kommend, in *gz 1* ein, verästeln sich dort und nehmen an der Bildung des Neurofibrillengitters Theil. Andererseits gehen aus dem Neurofibrillengitter entspringende Primitivfibrillen in *n 1* und von dort in das Neurofibrillengitter der Ganglienzelle *gz 2*, endlich gehen die aus dem Neurofibrillengitter von *gz 2* entspringenden Primitivfibrillen in *n 3*. Andere Primitivfibrillen von *n* schreiten durch die breite Basis, durch welche *gz 1* mit *n* verbunden ist, direct in *n 1* und von hier durch *gz 2*, aber ohne an der Bildung des Neurofibrillengitters Theil zu nehmen, in *n 3*. Dieses Bündel von Primitivfibrillen ist von *gz 2*, so weit man sich davon durch Heben und Senken der Mikroskopröhre überzeugen kann, anatomisch ebenso wenig getrennt, wie von *gz 1* oder wie die Primitivfibrillen des dünnen Nerven *n 5* von *gz 2*. Der Übergang der Primitivfibrillen von *n 5* in *n 3* ist nicht sichtbar. Vielmehr scheint es, als ob sie an der Bildung des Neurofibrillengitters von *gz 2* Theil nehmen würden. Sie kommen aus *n 2* von entgegengesetzten Richtungen, wie die Primitivfibrillen des anderen kleinen Nerven *n 4*. *pf I* ist eine Primitivfibrille, welche sich von *n* zu einer Muskelfaser *m* und dann weiter in diese hinein begiebt.

Andere Einzelheiten des Verlaufes der Primitivfibrillen kann der Leser aus der Abbildung direct entnehmen, da sie sie genau wieder giebt. Indessen muss ich bemerken, dass die 500fache Vergrößerung,

welche genommen werden musste, um noch beide Ganglienzellen gleichzeitig im Gesichtsfeld des Zeichenapparates zu erhalten, nicht genügte zur genauen Verfolgung der einzelnen Primitivfibrillen und besonders des Neurofibrillengitters. Desshalb wurden die einzelnen Theile des Bildes auch bei 1500facher Vergrößerung gezeichnet, und die bei 500facher Vergrößerung erhaltene Zeichnung nach diesen Detailzeichnungen ergänzt und hier und da corrigirt. Die Zahl der Primitivfibrillen in den gezeichneten Nerven, welche nicht abgeplattet, sondern cylindrisch sind, ist so groß, dass unmöglich alle in verschiedenen Ebenen liegenden in das Bild eingetragen werden konnten. Ich habe diejenigen ausgewählt, welche ich am leichtesten verfolgen konnte, und ihren Verlauf hier und da, wo sie in der Projection der Zeichnung einander verdeckt hätten, ein klein wenig verändert dargestellt. Am Verlauf der isolirt liegenden Primitivfibrillen, wie z. B. *pf*, *pf I* und *pf II*, wurde dagegen nichts geändert. Vom Neurofibrillengitter wurde in beiden Zellen nur der in der dem Beobachter zugekehrten Hälfte liegende Theil dargestellt. Die unteren Drähte des Gitters sind bei einer sehr starken Beleuchtung zwar auch bei einer 1000fachen Vergrößerung noch deutlich sichtbar, aber nur ohne Anwendung des Zeichenapparates, weil der etwa 50 μ dicke Zellkörper zu viel Licht zurückhält, obwohl das Somatoplasma viel weniger intensiv, als die Neurofibrillen und auch anderswie gefärbt ist. Die Neurofibrillen sind, wie erwähnt, auch hier schwarz, das Somatoplasma kirschroth. Der Kern *k* ist ungefärbt und erscheint als eine deutlich contourirte, ovale, hellere Stelle in der Zelle. — Ich kann es nicht versäumen, hier zu bemerken, dass ich genau dieselben Verhältnisse des Leitenden mit derselben, ja noch größerer Schärfe auch durch Nachvergoldung der stark gedehnten und so festgesteckten Darmwand von *Pontobdella* dargestellt habe.

Im Falle 1a enthält bei Hirudineen der Fortsatz von beiden Ganglienzellen, welcher in die gemeinsame Nervenfaser gesandt wird, entweder sowohl die zu- als auch die ableitenden Primitivfibrillen oder bloß die ab-, beziehungsweise zuleitenden. Im Falle 2a enthalten die sich zu einer Nervenfaser vereinigenden Fortsätze oft nur je eine Primitivfibrille, die sich zur einzigen starken Primitivfibrille der Nervenfaser vereinigen, so wie die Primitivfibrille *pf I* in Fig. 4 Taf. 25 durch Vereinigung von *pf Ia* und *pf Ib* entsteht.

Form 3a ist in der Darmwand von *Pontobdella* meist mit 2a combinirt, ebenso wie Form 3c mit 1b: gewisse Fortsätze der mit einander durch Zellbrücken verbundenen Ganglienzellen vereinigen

sich zu einer Nervenfaser, oder zwei oder mehrere Ganglienzellen liegen an der Nervenfaser so nahe bei einander, dass ihre Zellkörper mit einander verschmelzen.

Die Formen der Gruppe 3 können im Centralnervensystem der Hirudineen schon desshalb nicht häufig vorkommen, weil ja die Ganglienzellen in der Regel birnförmig sind, d. h. ihre sämmtlichen zu- und ableitenden Primitivfibrillen verlaufen in den Stielfortsatz vereinigt, und nur gewisse Ganglienzellen haben direct vom Zellkörper entspringende Nebenfortsätze. Nur solche können hier und da in der Form 3a mit anderen anastomosiren. Mir scheint, dass dieses hauptsächlich nur zwischen solchen Ganglienzellen stattfindet, welche in der Regel durch eine größere Ganglienzelle vertreten sind. Offenbar bedingt eine verspätete und in der Regel nicht eintretende Theilung dieses Verhalten: ihre Zellkörper bleiben durch directe Zellbrücken verbunden, in welche nachher auch Neurofibrillen hineinwachsen.

Bedeutend häufiger ist diese Form der Anastomose bei *Lumbricus* im Bauchstrang, wo ja die Ganglienzellen in der Regel direct vom Zellkörper entspringende Nebenfortsätze besitzen. Meist sind aber die die Ganglienzellen direct verbindenden Nebenfortsätze sehr dünn, sie enthalten bloß eine Primitivfibrille und reißen bei Schrumpfung der Zellen leicht durch, und dann retrahiren sie sich. Der Nebenfortsatz verzweigt sich gelegentlich noch, bevor er in die andere Ganglienzelle eintritt.

Form 3a habe ich endlich im Verlaufe von peripherischen Nerven auch bei Hirudineen wiederholt beobachtet, kurz bevor sie die Sinnesorgane erreichen. Und zwar tritt dieser Fall in der Weise auf, dass eine sensorische Primitivfibrille sich von den übrigen des Bündels (der sensorischen Nervenfaser) trennt, in eine kleine Ganglienzelle eintritt, den Kern mit anastomosirenden Zweigen umgittert, dann, meist am entgegengesetzten Pol, sich wieder zur einheitlichen Primitivfibrille vereinigt, die Ganglienzelle verlässt und in derselben Weise erst in eine andere (eventuell auch eine dritte etc.) eintritt oder sich direct zur Sinneszelle begiebt.

Ein Fall von einer solchen Anastomose zwischen zwei benachbarten kleinen Ganglienzellen im vorderen Körperende von *Hirudo* (Nachvergoldung) ist in Fig. 10 Taf. 29 bei 1060facher Vergrößerung mit dem Zeichenapparat genau dargestellt. Ein Theil der Drähte des den Kern dicht umgebenden Gitters, welches besonders in Zelle *a* schön entwickelt ist, liegt im Präparat über, der andere unter dem Kern. In der Zeichnung ist Alles, was von den Neurofibrillen des

Gitters verfolgbar und mindestens so scharf wie in der Zeichnung gewesen ist, in eine Ebene projicirt. Dies gilt überhaupt für alle meine noch zu besprechenden Darstellungen des Neurofibrillengitters, wenn nicht Anderes bemerkt ist. In Zelle *b* ist der sehr tangential getroffene Zellkern etwas undeutlich zu sehen. Die aus *b* heraustretende Primitivfibrille *pf 1* führt nach ziemlich langem Wege in eine epidermale Sinneszelle, wie z. B. die in Fig. 5 Taf. 29.

Eine Anastomose von derselben Art zwischen einer kleinen spindelförmigen Ganglienzelle und einer epidermalen Sinneszelle ist in Fig. 6 Taf. 29 dargestellt. Gezeichnet oder angedeutet sind in der Figur noch mehrere andere Sinneszellen und Ganglienzellen. Die Ganglienzellen sind etwas anders als die sonstigen peripherischen Ganglienzellen. Vorläufig will ich sie aber noch mit diesem Namen bezeichnen. Das Neurofibrillengitter in der Zelle *a* ist leider etwas unvollkommen tingirt. Genau konnten bei dieser starken, 1500fachen Vergrößerung bloß zwei Drähte davon verfolgt und gezeichnet werden. Die Sinneszelle *b* (3) verdient wegen der wichtigen Thatsache, die sie so deutlich veranschaulicht, eine besondere Besprechung, die ihr weiter unten zu Theil werden soll.

Alle Zellen dieser Figur füllen den Raum, der für sie in der interstitialen Grundgallerte im Leben vorhanden ist, auch im Präparat ganz aus, wogegen in Fig. 10 Taf. 29 ebenso wie in Fig. 9 zwischen den Zellgrenzen und der umgebenden Grundgallerte, wahrscheinlich lediglich durch die Behandlung in Folge der größeren Volumabnahme der Zellen, ein pericellulärer Raum frei geworden ist. (*gr* ist die Grenzlinie der Grundgallerte im Schnitt, also nicht etwa eine Zellmembran, obwwohl sie bei ungenügender Beleuchtung danach aussieht.)

Die eben erwähnte Fig. 9 Taf. 29 illustrirt mit vollkommener Objectivität bei 1060facher Vergrößerung im selben Schnitt, nach welchem Fig. 10 gezeichnet ist, eine schöne Form der leitenden Anastomose aus der Gruppe 3c. Drei kleine Ganglienzellen *c*, *d* und *e* sind einander bis zum Verschmelzen ihrer Zellkörper genähert. Das gemeinsame Neurofibrillengitter für alle drei wird durch die zur Gruppe herantretenden Primitivfibrillen *pf1* und *pf2* gebildet, welche sich unweit von der gezeichneten Stelle von einem sensorischen Bündel lostrennen. Die Neurofibrillen verlassen die Gruppe zu einer Primitivfibrille *pf3* vereinigt. Diese ist mehrere hundert Mikren weit gegen die Cuticula der Epidermis in der Schnittdicke (10 μ) zu verfolgen. Da ihre distale Endstrecke in der Subcuticularschicht (s. weiter unten) zwischen den Epidermiszellen verläuft und in keine

eintritt, so glaube ich, dass sie sich in der bei anderen Fällen weiter unten zu schildernden Weise frei unter der Cuticula verästelt und in ein subcuticulares, intercellulares Neurofibrillengitter übergeht, dessen Existenz, wie gezeigt werden soll, ich wohl mit Recht annehmen zu können glaube.

Bei der Form 2a ist eine leitende Anastomose in dem oben umschriebenen engeren Sinn wohl nur dann anzunehmen, wenn mindestens eine recurrente Primitivfibrille aus dem Fortsatz der einen Ganglienzelle in den der anderen und von hier in die Zelle selbst übertritt. Sonst ist keine vorhanden, auch wenn sich Primitivfibrillen von beiden Zellen zu einer stärkeren vereinigen, denn es ist nicht anzunehmen, dass eine und dieselbe Primitivfibrille gleichzeitig cellulifugal und cellulipetal leiten könnte etwa dadurch, dass in ihr in beiden Richtungen leitende Elementarfibrillen vereinigt wären. Wir sehen ja sonst immer, dass in verschiedener Richtung leitende Neurofibrillen nicht nur auf verschiedene Primitivfibrillen vertheilt sind, sondern dass letztere auch möglichst isolirt von einander verlaufen.

Die in der Gruppe 4 und 5 vereinigten Formen von Anastomosen haben wir schon bei der Schilderung des Fibrillenverlaufes in der centralen Fasermasse und bei der Beschreibung der Formen der Ganglienzellen besprochen. Wir können also die Ganglienzellen vorläufig verlassen. Nur auf die eine übrigens kurz auch schon erwähnte Thatsache möchte ich noch einmal aufmerksam machen, dass in ihrem peripherischen Verlauf auch motorische Primitivfibrillen sich zu einem Neurofibrillengitter im Somatoplasma einer Ganglienzelle, die sie entweder direct (spindelförmige Zelle) oder mit einem Umweg nach der Seite (birnförmige Zelle mit der gleich starken zu- und ableitenden Primitivfibrille im einzigen Fortsatz, dem Stiele der Birnform) erreichen, ausbreiten können. Wenn die betreffende Primitivfibrille dies wiederholt thut, so haben wir eben die für die sensorischen schon beschriebene Art von Anastomose auch bei einer motorischen vor uns, was ich einige Male in der That beobachtet zu haben glaube.

E. Beziehungen der Neurofibrillen zu den Zellen am peripherischen Ende der Nervenspindeln.

In diesem Capitel werde ich diesmal bloß an Hirudineen gemachte Beobachtungen mittheilen und von anderen Objekten nur so viel im Voraus bemerken, dass die Verhältnisse bei allen, die ich untersucht habe (u. A. *Lumbricus* und *Anodonta*), im Wesentlichen so wie bei Hirudineen sind.

a. Die Sinneszellen bei Hirudineen.

aa. Die epithelialen Sinneszellen.

Epitheliale Sinneszellen, d. h. solche, die nicht nur vom Epithel abstammen, sondern auch darin bleiben oder wenigstens mit der Cuticula einen dauernden Zusammenhang bewahren, kommen bei Hirudineen entweder vereinzelt, in der ganzen Haut zerstreut vor, oder zu Gruppen vereinigt in den von mir so genannten Tastkegelchen. Wegen ihres Zusammenhanges mit der Epidermis können wir diese epithelialen Sinneszellen auch epidermale nennen.

Bei den Rhynchobdelliden kommen Tastkegelchen in gewissen Längslinien des Körpers, wie ich gezeigt habe, auf allen Ringen des Somits vor, und die Tastkegelchen der ersten Ringe sind in Betreff der Zahl der in ihnen enthaltenen Sinneszellen nur wenig von den übrigen verschieden. Gegenüber diesen sind sie durch ihre Lage auf muskulösen Warzen und oft durch gewisse specifische Pigmentzellen, welche im subepidermalen Bindegewebe unter den Warzen liegen, ausgezeichnet. Ob die im subepidermalen Bindegewebe der nicht Augen tragenden ersten Ringe zerstreut vorkommenden, Retinazellen ähnlichen, vom Epithel getrennten Sinneszellen in functionellem, also leitendem Zusammenhange mit den epithelialen Sinneszellen der dortigen oder anderswo befindlichen Tastkegelchen stehen, konnte ich nicht nachweisen und finde einen functionellen Zusammenhang der epidermalen Sinneszellen mit subepidermalen Sinneszellen bei Hirudineen überhaupt fraglich.

Bei den Gnathobdelliden sind Tastkegelchen ebenfalls auf allen Ringen vorhanden, nur sind die auf dem ersten Ringe des Somits an Sinneszellen bedeutend reicher.

Des Zusammenhanges der Tastkegelchen der augentragenden ersten Ringe mit den Retinazellen des Auges werden wir im Paragraphen über die Retinazellen gedenken.

Die Tastkegelchen verursachen im Leben und während ihrer Function eine mehr oder weniger ausgesprochene, bei Clepsiniden sehr auffällige, kegelförmige Emporwölbung der Cuticula. Von diesem Kegel ragen die von mir entdeckten Tastfortsätze der Sinneszellen während der Function des Organs in radiärer Richtung divergirend hervor. Wegen dieser kegelförmigen Emporwölbung der Cuticula und des Vorhandenseins von Fortsätzen habe ich dem Organ den allgemeinen Namen Tastkegelchen gegeben, trotzdem die Cuticula über dem Organ in Folge der Wirkung von Muskelfibrillen, die sich zwischen die Epithelzellen des Organs hinein schieben, abgeflacht

oder auch tellerförmig retrahirt werden kann[1]. Der tellerförmigen Einziehung der Cuticula verdanken die Tastkegelchen des Mundrandes, besonders der ventralen Fläche des stark ausstreckbaren Vorderendes der Gnathobdelliden den ihnen von LEYDIG gegebenen Namen »becherförmige Organe«.

Als Beispiele für die Schilderung der Beziehungen der Neurofibrillen zu den Sinneszellen werde ich die Tastkegelchen des in der Ruhe meist etwas ventrad umgebogenen Saugnapfrandes und überhaupt die Sinneszellen des Kopfendes von *Hirudo* und *Aulastoma* wählen. Um die Verhältnisse klarer darstellen zu können, werde ich die Beschreibung eines Tastkegels vom Saugnapfrande bei *Hirudo*, beziehungsweise *Aulastoma* vorausschicken.

Die histologischen Elemente sammt Nebenbestandtheilen, welche in der Bildung eines Tastkegels eine Rolle spielen können, sind folgende, zum größten Theil in Fig. 5 Taf. 29 abgebildete.

1. Die Cuticula (*cu*). Sie ist im tellerförmig eingesenkten, ja sogar im flachen Zustande (wie in der Figur) über dem Tastkegelchen bedeutend dünner als sonst (0,5 μ anstatt 1—1,5 μ bei *Hirudo*) in der unmittelbaren Umgebung, und sie ist nach innen, gegen die Subcuticularschicht (*sc*) weniger scharf abgegrenzt. Noch viel dünner wird sie im kegelförmig emporgewölbten Zustand. Sie ist von sehr kleinen Löchern durchbohrt für die nach außen frei hervorragenden Sinnesfortsätze der Tastzellen. Die Löcher sind in der Figur nicht angedeutet, weil sie im Präparat an der gezeichneten Stelle gerade unsichtbar sind. Bei der Behandlung, welche diesem Präparat zu Theil geworden ist, bleiben nämlich die Tastfortsätze meist nicht erhalten, und so werden auch die für sie dienenden Cuticularporen unsichtbar. Nach entsprechender Behandlung aber (s. pag. 652—653), welche die Tastfortsätze bei *Aulastoma*, wo sie resistenter als bei *Hirudo* sind, besonders gut erhält, sind natürlich auch die erwähnten Poren sehr deutlich. Sehr deutlich zu sehen sind außerdem ebenfalls besonders bei *Aulastoma* noch andere Poren der Cuticula über dem Tastkegelchen, und zwar die Mündungen der Ausführungsgänge von tief unter der Haut liegenden einzelligen Drüsen (pag. 649), namentlich wenn die Ausfüh-

[1] Den von WHITMAN später gegebenen, von HAECKEL herrührenden Namen »Sensilla« will ich, weil er zu allgemein und zu wenig bezeichnend ist, nicht annehmen, ganz abgesehen von meiner Priorität in der Benennung des Organs, dessen Verbreitung auf allen Ringen und dessen am meisten bezeichnende Eigenschaft, das Tragen von frei hervorragenden Sinnesfortsätzen, ich entdeckt habe.

rungsgänge bei der Fixiruug nicht collabirt waren. An der gezeichneten Stelle sind auch diese nicht sichtbar.

2. Die Subcuticula (*sc*). Die Subcuticula überhaupt ist eine bei *Hirudo* (mittelgroß, mäßig gestreckt) 3—5 μ dicke, nach innen nicht überall gleich scharf abgegrenzte Schicht dicht unter der Cuticula, in welche die parallelfaserigen distalen Enden der Epidermiszellen übergehen, und in welcher die Insertion der zwischen die Epidermiszellen eindringenden Äste der Hautmuskelfasern unter Auffaserung in dünnere contractile Primitivfibrillen stattfindet. Auch die letzte, noch sichtbare Verästelung der freien, intercellulären leitenden Primitivfibrillen (s. Fig. 5, 6, 7, 8 und 13 Taf. 29) in der Epidermis geschieht in dieser Schicht. Sie zeichnet sich in Goldchlorid- und Hämateïnpräparaten der interstitiellen Grundgallerte und auch der etwas stärker als diese gefärbten Cuticula gegenüber durch eine lebhaftere Tinction (kirschroth, beziehungsweise blauviolett) aus. Sie zeigt eine gelegentlich ganz regelmäßige radiäre Streifung (Fig. 7, 8 und 13 Taf. 29), welche sie nicht bloß der erwähnten distalen longitudinalen Auffaserung der Epithelzellen verdankt, da sie ihrer auch an zellenlosen Stellen der Haut nicht entbehrt. Die Streifung ist unmittelbar unter der Cuticula etwas dichter und mit feiner Körnelung untermengt, stellenweise sogar durch ein unregelmäßiges dichtes Filzwerk ersetzt. Nun ist diese Subcuticula in den Tastkegelchen kaum halb so dick, wie sonst, mehr körnig-filzig als radiär gestreift. Auch in der unmittelbaren Umgebung der Tastkegelchen ist die Streifung anstatt vertical auf die Cuticula, mehr schräg, von den Tastkegelchen abgeneigt. Diese Beschaffenheit der Subcuticula und der Umstand, dass die Fortsätze der subepidermalen Pigmentzellen (*pig* in Fig. 11 Taf. 29), welche sich besonders an den stärker pigmentirten Theilen der Körperoberfläche zahlreich zwischen die Epithelzellen schieben und sich dort weiter verästeln, die Tastkegelchen beinahe ganz vermeiden, verursacht eine größere Transparenz und ein blasses Aussehen derselben. — Bei *Aulastoma* ist die Subcuticula caeteris paribus überhaupt etwas dünner als bei *Hirudo*, nämlich höchstens 3 μ dick. Übrigens ist in Folge der Häutungen die Dicke und Beschaffenheit nicht nur der Cuticula, sondern auch der Subcuticula gewissen Veränderungen unterworfen, die wir indessen jetzt nicht weiter zu berücksichtigen brauchen.

3. Endäste von Hautmuskeln (*mf*). Wie bekannt, verzweigen sich viele von den im subepidermalen Bindegewebe liegenden Muskelfasern, radial gegen die Epidermis gerichtet, bevor sie in die-

selbe eindringen, fächerförmig. Wie zwischen die Epidermiszellen überhaupt, so dringen die Endäste zwischen diese auch im Tastkegelchen ein. Zu den größeren Tastkegelchen gehen sogar mehrere, besonders für sie bestimmte Muskelfasern, deren Primitivfibrillen bloß im Tastkegelchen aus einander strahlen. Sie bestehen dort meist bloß aus einer geschlängelt, nicht selten zick-zackförmig verlaufenden, einzelne Epithelzellen sehr oft schräg kreuzenden und sich gegen die Subcuticula noch verjüngenden contractilen Primitivfibrille, welche sich gelegentlich schon früher, in der Regel aber unmittelbar vor der Subcuticula oder sogar erst in dieser weiter verästelt. Oft schmiegen sich einzelne Myofibrillen auch den Sinneszellen eng an (Fig. 11 Taf. 29). Die Endäste der contractilen Primitivfibrillen in der Subcuticula divergiren, biegen sich tangential um und verjüngen sich dermaßen, dass man sie in der faserig-körnigen Subcuticularsubstanz bald aus den Augen verliert (*emf* in Fig. 11 Taf. 29). Sie tingiren sich in Goldchlorid ziemlich dunkel kirschroth; schwarz, wie die Neurofibrillen, werden sie aber nie. Außerdem haben die Myofibrillen stets ein viel weicheres Aussehen als die Neurofibrillen und auch sonst unterscheiden sie sich in einer zwar schwer zu beschreibenden, aber nach gehöriger Übung im Beurtheilen von solchen Präparaten ganz unverkennbarer Weise von einander[1]. Myofibrillen begleiten auch die intraepidermalen Capillaren; sie schmiegen sich von allen Seiten an diese an. — Aus frontalen Schnitten, wo die Tastkegelchen quer getroffen sind, ergiebt sich, dass die größeren meist von einer Anzahl circulär angeordneter Myofibrillen umgeben sind und außerdem von mehreren Myofibrillen in verschiedener Richtung durchkreuzt werden: Anordnungen, welche im Verein mit den radiären, auf die Cuticula mehr oder weniger senkrechten Myofibrillen die Retractilität und Protrusibilität der Tastkegelchen erklären.

4. Bindegewebsfibrillen (*bf* in Fig. 11 Taf. 29). Bei Gnathobdelliden, vielleicht im höchsten Grade bei *Aulastoma*, wird die ganze interstitielle Grundmasse, welche an und für sich structurlos ist, von einer großen Menge von Bindegewebsfibrillen in jeder Richtung durchzogen. Viele von ihnen erweisen sich als sich gelegentlich noch verästelnde Fortsätze von spindel- oder sternförmigen Bindegewebszellen, deren es bei Hirudineen mehrere Arten giebt. Von anderen Fibrillen ist ein Zusammenhang mit Zellen im entwickelten

[1] Leider hat der Lithograph diesen Unterschied, den ich in meinen Zeichnungen zu verdeutlichen bestrebt war, nur sehr unvollkommen oder gar nicht wiedergegeben.

Thier nicht mehr nachweisbar. Solche Bindegewebsfibrillen erstrecken sich überall auch in das Hautepithel und verlaufen bald parallel mit den Epidermiszellen bis in die Subcuticula, bald kreuzen sie sie (*bf* in Fig. 11 Taf. 29) in verschiedener Richtung. In den Tastkegelchen sind sie spärlicher als sonst in der Epidermis. Von den Neurofibrillen und auch von den Myofibrillen sind sie in Goldchloridschnitten leicht zu unterscheiden, da sie noch weicher gezeichnet, viel weniger glatt sind als sogar die Myofibrillen, und ihre im Allgemeinen blasser rothe Farbe einen mehr bläulichen Ton zeigt. Bei etwas fehlerhafter Nachvergoldung haben sie eine besonders große Neigung, eine stahlblaue oder graue Farbe durch Tinction oder Imprägnirung, Einlagerung von feinsten Körnchen, anzunehmen.

5. Blutcapillaren. Solche trifft man in der Epidermis der Gnathobdelliden überall in großer Anzahl. Aus einem subepidermalen Gefäßplexus mit weiteren Maschen von größeren Gefäßen entspringen die Capillaren, welche das sehr entwickelte epidermale Capillarnetz zwischen den proximalen Enden der Epithelzellen bilden. Dieses Netz sendet in radialer Richtung zahlreiche Capillaren weiter in die Epidermis, welche indessen selten bis zur Subcuticula gelangen; meist biegen sie sich schon früher um und gelangen nach Beschreibung eines bald weiten, bald engen Bogens zurück in das epidermale Netz. Solche intraepidermale Capillarschlingen, welche, wie gesagt, sonst sehr häufig in der Epidermis vorkommen, sind in den Tastkegelchen im Gegentheil ziemlich selten zu sehen. Dagegen bilden, bei *Aulastoma* besonders ausgesprochen, einige Capillarschlingen um das Tastkegelchen eine Art Gefäßring, welchen man natürlich nur auf Schnitten, die quer auf die Kegelachse gehen, gut als solchen erkennen kann. Wie erwähnt, sind die intraepidermalen Capillaren von je mehreren, sich ihnen von verschiedenen Seiten anschmiegenden Myofibrillen begleitet.

6. Lymphcapillaren (*lc*). Während die intraepidermalen Blutcapillaren je nachdem einen Durchmesser von 5—10 μ[1] und eine scharf gezeichnete eigene Wand besitzen, haben die intraepidermalen Lymphcapillaren einen überall ziemlich gleichen Durchmesser von selten mehr als 1 μ und trotz scharfer und glatter Contouren eine äußerst dünne, wahrscheinlich gar nicht eigene Wand, welche

[1] Wo nicht Anderes angegeben, beziehen sich die Angaben über Maß und Beschaffenheit stets auf mittelgroße, mäßig gestreckte Exemplare von *Hirudo*, in Sublimat oder Sublimatalcohol fixirt, in Paraffin oder in Celloidin eingebettet und mit Goldchlorid tingirt.

bloß durch eine etwas erhärtete Grenzschicht der interstitialen Grundgallerte gebildet wird. Sie kommen aus der Subepidermalschicht, verlaufen parallel mit ihnen, oder sie kreuzend, zwischen den Epithelzellen, ja vielfach auch in der Epithelzelle, begeben sich in die Subcuticula und verlaufen in dieser in sehr verschiedenen Richtungen, wobei sie ein subcuticulares Lymphcapillarnetz bilden. Diese Lymphcapillaren durchziehen die Tastkegelchen in vielleicht noch größerer Anzahl als sonst die Epidermis.

7. Ausführungsgänge von einzelligen Drüsen. Während bei Hirudineen überhaupt auf die ganze Körperoberfläche einzellige Drüsen mit kurzen, vom Drüsenkörper oft gar nicht abgesonderten Ausführungsgängen münden, Drüsenzellen, welche mehr oder weniger tief, oft dicht unter der Epidermis oder sogar z. Th. zwischen den Epithelzellen, in dem subepidermalen Bindegewebe liegen, münden in gewissen Körperregionen Hautdrüsen anderer Art, nämlich Drüsenzellen, die viel tiefer liegen, einen meist rundlichen Drüsenkörper und einen langen, vom Drüsenkörper deutlich abgesonderten Ausführungsgang besitzen. Es giebt von ihnen verschiedene Arten: Drüsen anderer Art münden am Clitellum als an den Kieferrändern, andere in die Mundhöhle, d. h. in die Concavität des Saugnapfes und vielleicht andere auf der convexen Fläche desselben, bis zum Mundrand. Die letzteren sind es, welche Whitman Prostomialdrüsen nennt. Lange, ziemlich gewundene Ausführungsgänge von Prostomialdrüsen, die von den übrigen etwas verschieden sind, münden auch auf dem Tastkegelchen. Sie sind bedeutend dünner als die der übrigen Prostomialdrüsen; sie verjüngen sich distalwärts allmählich und sind bei *Aulastoma* gegen Mitte der Höhe der gewöhnlichen Epithelzellen des Tastkegelchens kaum noch 2 μ dick, wogegen die Ausführungsgänge der anderen Prostomialdrüsen in derselben Höhe 4—5 μ dick sind. Auf ihrem Wege durch die Subcuticula verjüngen sie sich rascher als bis dorthin und münden mit einer kaum 1 μ weiten Öffnung. Meist sammeln sie sich in der Achse des Tastkegelchens zu einem Bündel und drängen die in mehrere Gruppen getheilten Epithelzellen um sich herum fort. Da Fig. 5 Taf. 29 die sechs äußersten Sinneszellen eines mittelgroßen Tastkegelchens in einem 10 μ dicken Schnitt darstellt, so können darin Ausführungsgänge auch nicht gezeichnet sein.

8. Gewöhnliche oder Deckepithelzellen (*ez*). Die Epithelzellen des Tastkegelchens bilden in der Haut eine deutlich abgesonderte Gruppe von der Form eines mit der Spitze distalwärts

gerichteten und an der Cuticula abgestutzten Kegels, indem ihre Achsen convergiren, und ihre stark verjüngten distalen Enden auf einen geringen Raum zusammengedrängt sind. Mitten im Tastkegelchen sind nur wenige Deckepithelzellen; sie beschränken sich meist auf die Mantelregion des Kegels und sind gegen die Kegelachse zu oft etwas abgeplattet. Viel mehr abgeplattet sind indessen oft die Deckepithelzellen in der Umgebung eines großen Tastkegelchens; und zwar, wie man sich an quer zur Kegelachse gemachten Schnitten am besten überzeugen kann, in mehreren Reihen, obwohl sie sich keineswegs dicht an die Elemente des Tastkegelchens legen, sondern von diesem durch den Gefäßring, beziehungsweise durch einen freien Raum getrennt sind und mit der Kegelachse einen noch größeren Winkel bilden als die peripherischen Zellen des Kegels selbst. Die Deckepithelzellen in und an den Tastkegelchen sind 20—30 μ lang, wogegen sie sonst an der Convexfläche des Saugnapfes meist etwas niedriger sind. Ihre Dicke und ihre Form sind aus den Fig. 5, 7, 11 und 13 Taf. 29 ersichtlich. Der Kern liegt meist im proximalen Drittel der Zelle, seltener in der Mitte, oft ganz im proximalen Ende. Er ist stets ellipsoidisch mit einem immer sehr deutlichen, ziemlich großen Nucleolus, wie der der Ganglienzellen, selten mehreren Nucleolen. Vom Zellkörper ist zu erwähnen, dass er in einer Entfernung von 4—5 μ von der Cuticula in parallele Längsfibrillen zerfällt, welche dunkler tingirt sind als das eigentliche Somatoplasma und in die Substanz der Subcuticula übergehen. Von der Stelle an, wo der Zellleib in diese Fibrillen zerfällt, verliert die Zelle ihre bis dorthin sehr deutliche, scharfe Contourlinie. Diese tingirt sich in Goldchlorid oft auffallend dunkel, hindert aber das Verfolgen der Neurofibrillen im Epithel doch nicht, da nur ein sehr ungeübtes Auge sie mit einander verwechseln könnte. Sie entspricht keiner eigentlichen Zellmembran, sondern ist die Durchschnittslinie der dem Zellkörper stets dicht anliegenden, etwas condensirten Grenzschicht der interstitialen Grundgallerte. An der inneren Grenzfläche der Subcuticula geht sie quer in die entsprechende Contourlinie der benachbarten, wenn auch oft in gewisser Entfernung liegenden Epithelzelle über. Dieser Übergang ist an den in Fig. 7 und 5 Taf. 29 gezeichneten Stellen des Präparates sehr deutlich zu sehen. Die eigentliche Zellmembran der Epithelzelle ist sehr dünn, kaum nachweisbar, wie man sich nach geeigneten Macerationen, welche die collagene Interstitialsubstanz lösen und damit die starken Grenzlinien der Epithelzellen verschwinden lassen, überzeugen kann.

9. Stützepithelzellen (*sz*). Im Inneren der Epithelzellengruppe der Tastkegelchen finden wir außer den Sinneszellen vorwiegend modificirte Deckepithelzellen, welche ich als Stützzellen auffasse. Vielleicht sind sie übrigens angehende Sinneszellen gewesen, welche aber ihren embryonalen protoplasmatischen Zusammenhang mit der betreffenden Nervenzelle verloren haben, wesshalb auch das Hineinwachsen des sich allmählich in der Nervenzelle differenzirenden leitenden Elementes in sie unterblieben ist. Von den Sinneszellen unterscheiden sie sich nämlich im Wesentlichsten dadurch, dass keine leitende Primitivfibrille in sie eintritt, und in ihrem Zellkörper keine Spur eines für die Sinneszellen so charakteristischen Neurofibrillengitters existirt. In gewisse Epithelzellen hingegen, welche sich in Form, Größe, sonstiger Beschaffenheit und Lage von den Deckepithelzellen nicht unterscheiden, können leitende Primitivfibrillen eindringen und sie mit einem Neurofibrillengitter versehen, worauf wir weiter unten noch zurückkommen werden. — Die Stützzellen sind meist bedeutend länger als die Deckepithelzellen (50—60 μ), besonders aber viel dünner. Sogar in ihrem proximalen Drittel, wo sich meist ihr Kern befindet, sind sie nie dicker, oft aber dünner. Während die nicht geschrumpften Deckepithelzellen ihre größte Dicke, die sie in der Höhe des Kernes erreichen, meist bis zur Subcuticula behalten, verjüngen sich die Stützzellen distal vom Kern sehr bald dermaßen, dass sie in ihren distalen zwei Dritteln beinahe fadenförmig genannt werden können. Dicht vor der Subcuticula messen sie meist nicht mehr als ein Mikron. Schon vorher fangen sie an, auffallender gekörnt und dunkler zu werden; etwas dunkler als die Deckepithelzellen tingiren sie sich überhaupt. Dagegen sind ihre Contourlinien viel blasser als die der Deckepithelzellen, in der Nähe der Subcuticula oft schon undeutlich, und das distale Ende der Zelle verliert sich ganz in der Subcuticula. Ihr Kern ist ihrer Gestalt entsprechend meist länglicher als der der Deckepithelzellen, die Kernmembran dünner, Nucleolus und ganzer Kern weniger deutlich.

10. Sinneszellen (*siz*). Sie sind im Verhältnis zu ihrer Länge, da sie in den größeren Tastkegelchen, namentlich am Mundrand, nahezu 200 μ lang werden können, und auch vereinzelt in der Haut oder in kleineren Gruppen 50—100 μ messen, sehr dünn, man könnte sie fadenförmig nennen. Dieser Faden ist an seinem proximalen Ende zu einer kurzen, sich proximal rascher, distal etwas langsamer verjüngenden Spindel angeschwollen. In der spindelförmigen Anschwellung liegt der Kern und das den Kern umgebende Neurofibrillengitter.

Der Kern ist etwas länglicher, aber sonst wie in den Deckepithelzellen. Die Sinneszellen sind in den Präparaten seltener gerade gestreckt, meist sind sie gekrümmt, ihr dünner Theil ist sogar oft geschlängelt (wie Zelle 2 in Fig. 6 Taf. 29); am geradesten sind noch diejenigen, die eine mehr peripherische Lage in einer Gruppe besitzen, wie die Zellen in Fig. 5 Taf. 29. Stärkere Contouren zeigt bloß ihr dicker Theil, der dünne ist oft nur schwach contourirt; aber im Gegensatz zu den Stützzellen wird die Contourlinie in der Nähe der Subcuticula schärfer; sie verliert sich auch in der Subcuticula nicht, sondern die Sinneszelle erreicht in deutlicher Begrenzung die Cuticula. Dass im Präparat das distale Ende einer Sinneszelle gelegentlich undeutlich wird oder nicht mehr zu verfolgen ist, kommt daher, dass der Schnitt diesen Theil der Zelle schräg getroffen hat, was leider um so häufiger vorkommt, da sie gerade am distalen Ende oft eine stärkere Krümmung aufweist, wie Zelle 1 in Fig. 6 Taf. 29, wo aber die Krümmung in der Schnittebene liegt. Jede Sinneszelle hat einen Fortsatz, welcher, wie erwähnt, die Cuticula durchbohrt und im Leben, während der Function der Zelle an der Körperoberfläche, am Cuticulahügel radiär von den anderen divergirend, frei hervorragt. Diese Tastfortsätze sind an kleinen, durchsichtigen Repräsentanten der Classe, namentlich an Clepsiniden (am besten *Clepsine heteroclita* und *bioculata*, die man ohne Schaden für ihr Weiterleben stundenlang so platt gedrückt unter dem Deckglas halten kann, dass man im Stande ist, die an den Seiten des Körpers hervorragenden Tastkegelchen mit den stärksten Immersionssystemen zu beobachten) im lebenden Zustande besonders deutlich sichtbar. Meist sind sie etwa 12 μ lang. Sie endigen in einer sehr feinen Spitze und scheinen hohl zu sein, mit einem etwas stärker brechenden, außerordentlich feinen Faden, welcher mit der Achse des Fortsatzes bis zu dessen Ende geht. Auch scheinen sie mit Ausnahme des Basaltheiles handschuhfingerartig zurückziehbar und vorstülpbar zu sein, wobei aber die Außenfläche des Endes auch beim Einziehen nach außen gekehrt bleibt. Der 4—5 μ lange Basaltheil scheint eine härtere Wand zu besitzen, er ist viel resistenter und bleibt im Präparat oft erhalten, wenn der übrige Fortsatz zu Grunde gegangen ist und höchstens zu einem kleinen Tröpfchen zusammengeschmolzen am Ende des Basaltheiles hängen bleibt. Bei *Hirudo* und *Aulastoma* muss man sich, ausgenommen man untersucht eben aus dem Cocon ausgeschlüpfte oder noch jüngere Thiere, im Studium der Tastfortsätze auf fixirtes Material und Schnitte be-

schränken. Das Fixiren der Tastfortsätze ist aber gar nicht leicht; bei *Aulastoma* gelingt es noch eher, als bei *Hirudo*. Ganz so, wie sie im Leben aussehen müssen, habe ich sie in meinen Präparaten nie erhalten. Reine Sublimatlösung ist für sie besser, als Sublimatalkohol, welcher wieder für die Sinneszelle selbst besser ist. Bei zu langer Einwirkung gehen sie im Sublimat selbst, bei zu kurzer während der weiteren Behandlung schon im Alkohol zu Grunde. Indessen besitze ich zahlreiche Schnitte von *Aulastoma*, in welchen die Tastfortsätze bis zu 8 μ lang erhalten sind, wovon auf den bei *Aulastoma* und *Hirudo* besonders kurzen und im Präparat noch dazu sammt der ganzen Sinneszelle retrahirten Basaltheil kaum 2 μ kommen. Das Ende der erhaltenen Tastfortsätze ist in verschiedener Weise unregelmäßig gekrümmt. — Die Sinneszellen stehen auch in den größeren Tastkegelchen zum Theil vereinzelt da, zum Theil sind sie zu mehreren, kleineren und größeren Gruppen vereinigt. In solchen Gruppen sind die spindelförmig verdickten Proximaltheile der Sinneszellen eng beisammen in einer gemeinschaftlichen Lücke der interstitialen Grundsubstanz. Im Leben füllen sie sie wahrscheinlich ganz aus, denn je mehr eine Schrumpfung der Zellen im Präparat überhaupt vermieden werden konnte, um so geringer ist der um die Zellgruppe sichtbare freie Raum.

11. Kleine Ganglienzellen. Solche liegen zwar meist nur an dem das Tastkegelchen versehenden Nerven und an dessen Ästen, bevor sie die Sinneszellengruppen des Tastkegelchens erreichen, gelegentlich liegen aber einzelne auch zwischen den proximalen Enden der Sinneszellen, man sieht sogar hier und da eine Ganglienzelle, deren Zellkörper mit einer längeren oder kürzeren Zellbrücke in das proximale Ende einer Sinneszelle übergeht (s. Fig. 6 Taf. 29 die auf pag. 642 beschriebene Anastomose). Beide Arten von Ganglienzellen sind sehr klein; erstere sind meist kugelig und in jeder Beziehung so, wie die Ganglienzellen, von welchen bei Besprechung der freien Endverzweigung der leitenden Primitivfibrillen in der Haut gleich die Rede sein wird. Die anderen sind sehr spindelförmig, und ich weiß gar nicht, ob sie als eigentliche Ganglienzellen aufzufassen sind.

12. Freie Neurofibrillen. Sie kommen entweder von den erwähnten kleinen Ganglienzellen oder direct vom Nerv, oder endlich sind sie aus einer Sinneszelle herausgetreten. Wir wollen sie ebenso wie die Neurofibrillen in den Sinneszellen etwas eingehender behandeln.

Die leitenden Primitivfibrillen, welche in die Tastkegelchen oder

in die allein stehenden Sinneszellen eintreten, bilden im Nerv jene Art von Nervenfasern, die wir sensorische Bündel genannt und weiter oben eingehend besprochen haben.

Ein kleiner Nerv, welcher an eine kleine Gruppe von Sinneszellen herantritt, besteht aus einem einzigen sensorischen Bündel mit so vielen leitenden Primitivfibrillen, wie Sinneszellen in der Gruppe sind; oder enthält er mehrere, so zweigen einzelne Primitivfibrillen ab und treten entweder in kleine subepidermale Ganglienzellen, in allein stehende Sinneszellen oder endlich direct in die Epidermis, um sich dort frei zu verästeln, ohne in irgend eine Zelle einzudringen. In allen Fällen erhält jede epidermale Sinneszelle eine einzige leitende Primitivfibrille, welche, wenn sie sich schon vorher von den übrigen des betreffenden sensorischen Bündels getrennt hat, gelegentlich eine längere Strecke in geschlängeltem Verlauf bloß von einem dünnen Mantel von perifibrillärer Substanz umgeben zurücklegt, bevor sie die Sinneszelle erreicht. Nicht selten scheint sie in einem engen Canal zu liegen, welcher die Fortsetzung des Hohlraumes in der interstitialen Grundgallerte ist, wo sich die Zelle, zu welcher sie sich begiebt, befindet. Aber eine besondere eigene Scheide außerhalb der Perifibrillärsubstanz besitzt sie nicht.

Diese Primitivfibrillen sind so dick wie diejenigen, welche wir in den sensorischen Bündeln kennen gelernt haben, d. h. sie sind zwar verschieden stark, aber nie auch nur entfernt so stark, wie die motorischen Primitivfibrillen. Trotzdem ist in meinen Goldchloridserien eine jede Primitivfibrille der kleineren Nerven schon von Weitem bis zu ihrem Bestimmungsorte für sich und außerordentlich deutlich, ja sogar bei einer gewissen Übung in der Behandlung der Mikrometerschraube leicht zu verfolgen. Sie sind ja so scharf gezeichnet, ganz schwarz und contrastiren mit dem umgebenden, bei Hirudineen glücklicherweise nicht allzu elementreichen Gewebe in hohem Grade.

Die sensorische Primitivfibrille — denn man wird doch die Behauptung, dass diese Primitivfibrillen sensorisch sind, nicht zu kühn finden — tritt in die epidermale Sinneszelle meist an deren proximalem Ende ein. Die Eintrittstelle kann aber auch seitlich an der spindelförmigen Verdickung der Zelle liegen. Nachdem die Primitivfibrille in die Zelle eingetreten und meist ganz nahe zum Kern gekommen ist, spaltet sie sich in zwei, drei, seltener mehr Schenkel; diese gehen um den Kern herum und sind mit einander entweder durch End- oder durch Seitenäste verbunden. Am anderen Pole des

Kernes, meist dicht hinter ihm, vereinigen sie sich wieder zu einer einheitlichen Primitivfibrille. In dieser Weise wird der Kern in ein zierliches Neurofibrillengitter eng eingeschlossen indessen ohne dass die Drähte des Gitters mit den Bestandtheilen des Kerns in irgend eine anatomische Verbindung treten würden.

Diese Art und Weise des Eintrittes einer sensorischen Primitivfibrille in die Zelle, dieses Neurofibrillengitter im Zellkörper dicht um den Kreis herum ist, eine gelungene Tinction vorausgesetzt, bei jeder epidermalen Sinneszelle mit einer solchen Schärfe zu sehen, dass dieses Verhältnis wenigstens für Hirudineen ganz und gar charakteristisch genannt werden muss. Ich kann in meinen Präparaten Hunderte von Sinneszellen zeigen, bei denen das Mitgetheilte Jedermann, sogar ein Laie, auf den ersten Blick deutlich finden wird. Meine Präparate sind so klar, dass ihnen gegenüber weder der Einwand, dass man es in ihnen mit Kunstproducten zu thun hätte, noch der, dass man die betreffenden mikroskopischen Bilder auch anderswie deuten könnte, erhoben werden kann. In meinen Figuren ist die Schärfe der Zeichnung nicht nur nicht übertrieben, sondern sie erreicht nicht einmal die des mikroskopischen Bildes, um so weniger, da die Deutlichkeit des mikroskopischen Bildes auch durch die starke färberische Differenzirung wesentlich erhöht wird: die schwarzen leitenden Primitivfibrillen und Neurofibrillengitter stechen vom hellen Rosa der Zellsubstanz und von den nicht besonders intensiv kirschrothen Kernbestandtheilen vorzüglich ab. Das musste ich, bevor ich weitergehe, nochmals betonen, denn dasselbe gilt auch von den übrigen noch zu schildernden Verhältnissen.

So würden Manche gewiss gern die Stimme gegen das erheben, was ich vom weiteren Verhalten der hinter dem Kern der Sinneszelle wieder einheitlich gewordenen Primitivfibrille mitzutheilen habe. Ich muss sie aber im Voraus darauf aufmerksam machen, dass es sich hier nicht um willkürliche Deutungen von undeutlichen mikroskopischen Bildern, wie in den bisherigen Angaben über diesen Gegenstand, sondern um Thatsachen handelt, von denen ich schon viele Fachgenossen überzeugt habe und die ich Jedem zu jeder Zeit unter dem Mikroskop vorlegen kann.

Nach der Bildung des intracellulären, perinucleären Neurofibrillengitters geht die leitende Primitivfibrille der epidermalen Sinneszelle in der Achse derselben eine Strecke lang ungespalten in distaler Richtung weiter. In einer Entfernung von meist etwa 20 μ von der

Cuticula, manchmal schon früher, manchmal noch etwas näher zur Cuticula, spaltet sie sich in zwei dünnere Fibrillen. Die eine von diesen geht in der Richtung der noch ungespaltenen Fibrille in der Sinneszelle weiter, die andere tritt in schräger Richtung aus der Sinneszelle heraus und begiebt sich zwischen den benachbarten Zellen, eine oder mehrere von diesen oft kreuzend, in die Nähe der Subcuticula. Gelegentlich kommt es vor, dass sich die Primitivfibrille der Sinneszelle nicht nur in zwei, sondern hinter einander in mehrere, drei oder vier in verschiedenen Ebenen verlaufende Schenkel spaltet. In der Zelle bleibt stets nur einer von ihnen. Der aus der Sinneszelle herausgetretene Fibrillenast theilt sich in der Nähe der Subcuticula abermals in mehrere Äste, und zwar entweder hinter einander oder von einem Punkte aus; in beiden Fällen verlaufen seine Zweige ebenfalls in verschiedenen Ebenen, im ersteren Fall schlägt er, bevor er sich zu verzweigen anfängt, meist eine der Grenzfläche der Subcuticula parallele Richtung ein. Auch der in der Sinneszelle weiter ziehende Fibrillenast theilt sich entweder in derselben Höhe, wie der aus der Zelle herausgetretene, also schon vor der Subcuticula, oder erst bei seiner Ankunft in diese in mehrere Zweige, von welchen wieder nur einer, eine bereits sehr dünn gewordene Primitivfibrille, in der Zelle bleibt und dort einen axialen Verlauf behält. Die austretenden Zweige können sich noch einmal in je zwei Ästchen spalten, ehe sie sich der Beobachtung entziehen. Ein Theil der letzten außerhalb der Sinneszelle noch sichtbaren, aber sicher von der in die Sinneszelle eingetretenen Primitivfibrille abstammenden Zweige ist in die Subcuticula zu verfolgen, wo sie in eine der Cuticula parallele Richtung umbiegen; der andere Theil verliert sich zwischen den Epithelzellen des Tastkegelchens. In sämmtlichen Fällen entziehen sie sich der weiteren Beobachtung dadurch, dass sie eine ungünstige Richtung einschlagen oder in eine ungünstige Lage kommen; sie sind ja bereits so dünn, dass man sie nur unter sehr günstigen Verhältnissen verfolgen kann, dann aber, wie in den abgebildeten Fällen, wegen ihrer intensiv schwarzen Färbung mit der größten Deutlichkeit. Sie entsprechen, ebenso wie die in der Sinneszelle zuletzt zurückgebliebene Neurofibrille, vielleicht schon den leitenden Elementarfibrillen, womit sie die für eine Neurofibrille mögliche größte Dünne erreicht hätten, indem sie nach meiner Hypothese aus einer einzigen Längsreihe von zusammenhängenden Neurotagmen bestünden. Eine genaue Angabe über ihre eigentlich kaum mehr messbar zu nennende Dicke kann ich natürlich nicht

liefern; ich glaube aber, indem ich in der weiter oben erwähnten Weise schätze, dass sie nicht dicker, als etwa ein Zwanzigstel Mikron sein dürften, also vielleicht noch dünner, als die Drähte des diffusen Elementargitters in der centralen Fasermasse der Ganglien von *Hirudo*.

Leider nicht unter so günstigen Verhältnissen, dass ich es hätte zeichnen können, glaube ich einige Mal gesehen zu haben, wie von verschiedenen Sinneszellen ausgetretene feinste Neurofibrillen in einander übergingen. Es scheint also ein intercelluläres leitendes Gitter im Epithel zu existiren. Ein ebensolches mit engeren Maschen glaube ich auch in der Subcuticula annehmen zu können, gewissermassen ein peripherisches diffuses Elementargitter. Darauf werde ich aber im Paragraphen über das Verhalten derjenigen leitenden Primitivfibrillen im Epithel, die in keine Sinneszelle eingetreten sind, noch zurückkommen.

Die in der Sinneszelle zuletzt noch zurückgebliebene dünnste leitende Primitivfibrille kann ich, wo das distale Ende der Zelle nicht in eine andere Ebene als die des Schnittes gekrümmt oder durchgeschnitten ist, deutlich bis zur Cuticula und, wo die Sinnesfortsätze erhalten sind, in diese hinein verfolgen. Sie dürften dem oben erwähnten feinsten axialen Faden im Sinnesfortsatz entsprechen. Wir sehen also, dass in den geschilderten Fällen bloß ein kleiner Theil der zu einer stärkeren Primitivfibrille vereinigt eingetretenen und das perinucleäre Neurofibrillengitter bildenden leitenden Elementarfibrillen in der Sinneszelle bleibt; der weitaus größte Theil tritt aus der Sinneszelle heraus und erscheint in Form von sich verzweigenden Neurofibrillen zwischen den Epithelzellen, wo er wahrscheinlich an der Bildung eines intraepithelialen Neurofibrillengitters Theil nimmt.

Indessen ist an manchen Sinneszellen das Heraustreten eines Theiles der zu der sie versorgenden Primitivfibrille vereinigten Elementarfibrillen nicht zu sehen. Die Primitivfibrille ist entweder in gleicher Dicke, oder, was weit häufiger ist, sich allmählich verjüngend, ohne Verästelung bis an die Cuticula, beziehungsweise bis in den Tastfortsatz hinein zu verfolgen. Ein anderes Mal fängt die Verästelung erst hart an der Subcuticula an oder findet nur in der Subcuticula statt. Man muss aber in Betracht ziehen, dass die Verästelung der leitenden Primitivfibrille in der Sinneszelle dem Beobachter leicht entgehen mag, sobald der austretende Ast senkrecht oder unter großem Winkel auf das Gesichts-

feld abgegeben wird, oder wenn er überhaupt in einer und derselben auf das Gesichtsfeld senkrechten Ebene mit dem weiterziehenden Ast liegt. In diesem Falle ist er am ehesten noch dann wahrnehmbar, wenn er senkrecht auf die Achse der Sinneszelle abgeht, denn so macht er wenigstens den Eindruck einer punktförmigen Verdickung an der weiter ziehenden Primitivfibrille, und beim Heben oder Senken der Mikroskopröhre kann man sich leicht davon überzeugen, dass der Punkt der optische Querschnitt einer Fibrille ist. Man kann es bei diesen leitenden Primitivfibrillen, wie oben schon bemerkt wurde, als eine allgemeine Thatsache aufstellen, dass die an ihnen hier und da bemerkbaren punktförmigen Verdickungen entweder in der erwähnten Weise abgehende Äste oder so liegende hohe und kurze Wellen ihres Verlaufes bedeuten. Die durch letzteres verursachten Punkte sind beim Heben und Senken des Tubus natürlich stets nur kurz, die anderen aber so weit zu sehen, wie es die Schnittdicke erlaubt oder bis sich der Punkt bei einer Krümmung der Fibrille in eine Linie verwandelt. Wo andererseits Fibrillen mit einer kleinen punktförmigen Verdickung zu endigen scheinen, kann man sicher sein, dass es sich bloß um eine Umbiegung der Fibrille handelt, und der Punkt der Querschnitt des weiteren Verlaufes ist.

Dieses vorausgeschickt, kann ich dem Leser die Figuren 5, 6, 8 und 11 Taf. 29 vorführen, welche die oben geschilderten Verhältnisse veranschaulichen sollen. Alle beziehen sich auf Sinneszellen am vorderen Körperende von *Hirudo* in einer mit Goldchlorid tingirten Schnittreihe. In allen ist bloß das Leitende vollkommen ausgeführt, das Übrige, obwohl ebenfalls ganz genau mit dem Zeichenapparat entworfen, dient in erster Linie zur Bestimmung der Lagebeziehungen des Leitenden.

Fig. 5 stellt, wie schon erwähnt, 6 peripherische Sinneszellen *siz* (1—6) eines größeren Tastkegelchens ohne Erhaltung der Tastfortsätze dar. In No. 1 sieht man die Theilung der axialen Primitivfibrille *pf* bei *d* sehr deutlich; der heraustretende linke Schenkel ist in die Subcuticula, der rechte in der Zelle bis zur Cuticula zu verfolgen. In No. 4 ist an der axialen Primitivfibrille unweit von der Subcuticula eine kleine scheinbare Verdickung in Form eines Punktes zu sehen. Hier theilt sich die Primitivfibrille in drei Äste: einer nach links und einer vertical auf die Zeichenebene, punktförmig erscheinend, treten aus der Zelle heraus, der dritte bleibt darin, bis zur Cuticula sichtbar. In 2, 5 und 6 ist eine Verästelung der axialen Primitivfibrille nicht sichtbar, wohl aber in 6 eine bedeutende

Verjüngung. In 1 zeigt das perinucleäre Neurofibrillengitter größere Maschen als besonders in 5 und 6. Vielleicht sind übrigens einige Drähte darin bloß ungefärbt geblieben.

In Fig. 6 sind drei Sinneszellen dargestellt, von 1 bloß der distale Theil mit gekrümmtem Ende und, ebenso wie in 2, wo eine starke Verjüngung derselben eintritt, bis zur Cuticula verfolgbarer axialer Primitivfibrille ohne Verästelung. Dicht am spindelförmig verdickten distalen Ende von 2 sind solche Enden von zwei anderen Sinneszellen gelegen. Von 3 ist der verdickte Theil *b* mit einer anderen Zelle *a*, wie oben schon beschrieben, leitend verbunden. Die in der selbst ziemlich geraden Sinneszelle sehr gewunden verlaufende axiale Primitivfibrille zeigt erst bei *c*, dann bei *e* eine sehr deutliche Verästelung. Der durch die erste Theilung entstandene linke, extracelluläre Schenkel theilt sich bei *d* in drei Äste, von welchen der eine, vertical auf das Gesichtsfeld, punktförmig erscheint. Von der Verästelung bei *e* ist der rechte Schenkel extracellulär; er theilt sich bei *g* in zwei Äste. Der linke, intracelluläre Schenkel nach der Verästelung bei *e* theilt sich wahrscheinlich auch bei *h*, nur ist der in der Zelle bleibende Schenkel in Folge einer Krümmung derselben nicht sichtbar. Der mit einem kleinen Bogen bei *h* austretende Fibrillenast theilt sich endlich bei *f* in zwei Endäste.

In Fig. 8 ist bloß das distale Ende einer sehr langen Sinneszelle abgebildet. Die axiale Primitivfibrille giebt bei *a* und *c* senkrecht auf die Zeichenebene, bei *b* ziemlich parallel mit ihr einen Ast ab. Der bei *b* aus der Zelle tretende Ast entfernt sich verhältnismäßig weit von dieser, schlägt zuletzt eine mit der Subcuticula annähernd parallele Richtung ein, giebt bei *d* und *e* aus der Zeichenebene heraustretende Zweige ab und wendet sich bei *e* radiär in die Subcuticula hinein.

In Fig. 11 ist bloß eine über 100 μ lange Sinneszelle mit nach oben gekrümmtem distalem Ende, welches durchgeschnitten ist, abgebildet. Daher rührt auch die scheinbare Endigung der axialen Primitivfibrille mit einem Punkte. Die in die Zelle eintretende Primitivfibrille theilt sich schon ziemlich weit vor dem Kerne in zwei Schenkel. Zwei Myofibrillen *mf* legen sich hart an die Sinneszelle und eine dritte durchsetzt ihr distales Ende und verursacht wahrscheinlich die Krümmung desselben.

bb. Die Retinazellen oder subepidermalen Sinneszellen.

Bekanntlich giebt es bei den Hirudineen außer den epithelialen Sinneszellen noch eine andere Art, welche ihren Zusammenhang mit

dem Epithel verloren hat. Sinneszellen von dieser Art befinden sich mehr oder weniger tief im subepidermalen Bindegewebe. In den augentragenden Ringen ist ein Theil von ihnen, von einer gemeinsamen Pigmenthülle umschlossen, zu je zwei größeren Gruppen, den Augen, vereinigt; ein anderer Theil liegt zerstreut, einzeln im Bindegewebe und ein dritter in kleineren Gruppen, aber ohne Pigmentumhüllung. Besonders die letzteren stehen oft in einem gewissen anatomischen — wir werden sehen, ob auch leitenden — Zusammenhang mit den Tastkegelchen. In den nicht Augen tragenden ersten Ringen kommen sie ebenfalls vereinzelt und in kleinen Gruppen, in den übrigen Ringen des Somits nur noch vereinzelt und in weit geringerer Zahl vor.

Früher hat man sie einfach »große helle Zellen« genannt; man könnte sie, da sie in erster Linie für die Augen charakteristisch sind, Augenzellen nennen; ich habe ihnen wegen ihrer von mir entdeckten Beziehungen zu den leitenden Primitivfibrillen der Augennerven den Namen Retinazellen gegeben. Sehzellen will ich sie nicht nennen, weil die außerhalb der Augen vorkommenden dieselbe Beziehung zu sensorischen Primitivfibrillen aufweisen und doch kaum zum Sehen dienen können. Ganz passend für letztere ist ja der Name Retinazelle auch nicht, weil sie außerhalb der Augen keine Retina bilden; sie sind aber ganz so beschaffen, wie diese, und der Name soll bloß ihre gleiche Beschaffenheit ausdrücken. Übrigens können wir sie auch subepitheliale, auf die Haut bezogen subepidermale Sinneszellen nennen, und diese Bezeichnung passt im Grunde auch auf die Retinazellen. Ich möchte nur nicht durch zwei verschiedene Namen das Missverständnis ermöglichen, als ob sie zwei verschiedene Arten von Sinneszellen wären.

Diese Sinneszellen sollen mit besonderer Rücksicht auf ihre Beziehungen zu Neurofibrillen im Folgenden genauer beschrieben werden. Wir können uns dabei nicht auf *Hirudo* und *Aulastoma*, also auf Gnathobdelliden beschränken, sondern wir müssen auch die Rhynchobdelliden in Betracht ziehen. Erstens ist derselbe Plan der Versorgung der subepidermalen Sinneszellen mit Neurofibrillen in den beiden Gruppen verschieden ausgeführt, und zweitens ist der Bau dieser Zellen bei den Gnathobdelliden ohne Kenntnis derselben bei den Rhynchobdelliden nicht vollkommen zu verstehen und zu erklären. Zum Repräsentanten der letzteren Gruppe wählen wir *Pseudobranchellion Margói*, eine auch in anderen Beziehungen sehr ursprüngliche Form, bei welcher die subepidermalen Sinneszellen,

wenn auch nicht besonders zahlreich, doch wenigstens groß, und die in sie eintretenden sensorischen Primitivfibrillen meist auffällig stark sind. Bei dieser Gelegenheit werde ich auch die Resultate meiner Hämateïntinctionsmethode an solchen Gegenständen zeigen, indem ich meiner Schilderung so tingirte Zellen zu Grunde legen werde.

Die frei im Bindegewebe liegenden subepidermalen Sinneszellen sind bei *Pseudobranchellion* außer in der Kopfregion sehr spärlich vertreten; ventral vom Darm sah ich keine; ja sogar nicht einmal in dem mit epidermalen Sinneszellen stark versehenen ventralen Lappen des Saugnapfes habe ich welche gefunden. Sie sind beinahe immer kugelig (Fig. 9 Taf. 31), von einem Durchmesser von 40—70 μ; die im Auge vereinigten ebenso großen Retinazellen sind in Folge der auf sie wirkenden Raumverhältnisse mehr oder weniger keilförmig (die Zelle 3 in Fig. 2 Taf. 30 ist von der Seite, die Zelle 5 und 6 in Fig. 1 in demselben Auge von der Fläche des Keils gesehen); in einem und demselben Auge sind sie alle ziemlich gleich groß, jedoch etwas verschieden geformt. Sie liegen im Allgemeinen verhältnismäßig tiefer als bei den Gnathobdelliden, d. h. innerhalb der circulären und diagonalen Muskelschichten des Körpers, je größer sie sind, um so tiefer. Einzelne ganz kleine, unter dem angegebenen Maß, befinden sich dagegen dicht unter der Epidermis, wie bei *Hirudo*.

In jeder Zelle unterscheidet man drei Hauptbestandtheile: den eigentlichen Zellkörper mit dem Somatoplasma, den darin eingebetteten Glaskörper und den Kern. Um die Zusammengehörigkeit dieser Bestandtheile in den einzelnen Retinazellen der Fig. 1 und 2 Taf. 30 (dasselbe Auge in zwei von der Medianebene her auf einander folgenden 20 μ dicken Sagittalschnitten) ohne besondere zeichnerische Künste, die in Fig. 2 auch die Deutlichkeit des Leitenden, worauf ja das Hauptgewicht gelegt wurde, beeinträchtigt hätten, sichtbar zu machen, habe ich die das Auge zusammensetzenden Retinazellen (sonst auch *rz*) nummerirt und mit *a* in allen den Glaskörper (sonst auch *gkp*), mit *b* den Kern (sonst auch *k*) und mit *c* den eigentlichen Zellkörper bezeichnet, von ihnen selbst aber bloß die Contouren (diese jedoch genau mit dem Zeichenapparat projicirt) nachgezogen, mit Ausnahme von einzelnen als Beispiel ausgeführten Stellen.

Der Glaskörper und der große Zellkern nehmen den größten Theil des Zellraumes für sich in Anspruch. In Fig. 9 Taf. 31 ist eine subepidermale Sinneszelle (im Bindegewebe vor dem linken

Auge[1], näher zur Epidermis, davon durch mehrere circuläre Muskelfasern und eine diagonale sowohl, als auch durch eine prostomiale Drüsenzelle getrennt) bei 1500facher Vergrößerung im äquatorialen Durchschnitt gezeichnet. Hier sieht man, dass die eine etwas größere Hälfte vom kugeligen Glaskörper, die andere vom Kern eingenommen wird.

Der Glaskörper ist nur bei sehr sorgfältiger Behandlung, namentlich bei Celloidin-Einbettung gut erhaltbar; auch so ist das Schrumpfen eines gewissen Theiles seines Inhaltes nicht zu vermeiden. Dieser Inhalt ist im Leben eine stark brechende, hell glänzende, homogen aussehende Masse. In meinen Schnitten sehe ich sie von Hämateïnlösung I. A sehr schwach, von Hämatoxylin-Kalibichromicum zum größten Theil beinahe gar nicht, von Goldchlorid dagegen, besonders in gewissen Zonen, sehr stark tingirt. Zunächst unterscheidet man daran im äquatorialen Durchschnitt der Glaskörperkugel eine sehr scharf gezeichnete, ziemlich dicke Grenzlinie *ic*, welche nicht einfach der mikroskopische Ausdruck des Aneinandergrenzens von zwei das Licht verschieden stark brechenden Medien ist. Sie wird nämlich bei Beleuchtung mit der vollen Apertur des ABBE'schen Apparates nicht abgeschwächt und verschwommener, sondern bleibt eine scharfe, dunklere als ihre Umgebung, und mit Hämateïn blau gefärbte Linie. Sie bildet also eine dünne Grenzschicht des Glaskörpers, welche vom Ganzen die größte Tingirbarkeit mit meiner Hämateinlösung I. A zeigt. Eine gesonderte Membran ist sie indessen doch nicht, da ich nie, in Folge weder von Schrumpfung noch von Quellung, den Inhalt des Glaskörpers von ihr zurückweichen, sie sich abheben sah. Außerhalb dieser differenzirten Grenzschicht ist noch eine schmale, ziemlich homogene Zone sichtbar, begrenzt gegen das Somatoplasma von einer weniger scharfen äußeren Contourlinie *ac*. Letztere Zone, der Außenhof — ebenfalls kein bloßes optisches Phänomen — kann indessen schon zum eigentlichen Somatoplasma gehören. Weiter nach innen folgt auf die Grenzschicht *ic* eine 3—4 μ breite radiär gestreifte, stets sehr deutliche Zone *gzo* — Radiärzone (gestreifte Zone) — von nach Hämateïn blass graublauer, nach Goldchlorid lebhaft rosarother Farbe, mit äußerst feiner Körnelung zwischen den radiären Stäbchen. Dass sie nämlich Stäbchen sind, glaube ich desshalb, weil ich von den Augen

[1] *Pseudobranchellion* besitzt ein Paar Augen auf dem 4. Körperring, d. h. auf dem 1. des III. Somits.

in allen drei Haupt- und einigen Nebenrichtungen Schnittreihen hergestellt und die fraglichen Gebilde in diametralen Durchschnitten des Glaskörpers stets in Form von Linien, aber im tangential getroffenen Glaskörper als Punkte gesehen habe. Wenn ich also auch auf das letztere Aussehen keinen Werth lege, so genügt doch die erstere Thatsache, da die Retinazellen im Auge eine gewisse ziemlich constante Orientirung besitzen. — Auf die Radiärzone, mit welcher nach innen oft noch eine schmale, unregelmäßige Punktzone zusammenhängt, folgt eine offenbar durch Schrumpfung des weiteren Inhaltes entstandene farblose ganz leer aussehende Zone, die ich eben desshalb Schrumpfungszone *hzo* (hellste Zone) nennen möchte. In besonders gut erhaltenen Zellen, namentlich wenn diese zur kleinsten Sorte gehören, ist sie noch viel schmäler als in Fig. 9 Taf. 31, in schlechter erhaltenen dagegen bedeutend breiter, und zwar deutlich auf Kosten der folgenden, der Körnchenzone. Die Körnchenzone verdankt ihr feinkörniges Aussehen dem vorwiegend körnigen Coaguliren einer im Leben homogenen, vielleicht halbflüssigen oder etwa gallertigen Substanz. Aus dem Gesagten folgt schon, dass sie um so breiter ist, je besser die Zelle erhalten, und dass der körnige Belag an der Innenfläche der Radiärzone bei der Zusammenziehung der coagulirten Gallerte z. B. nach Sublimat-Alkohol (womit das Präparat zu Fig. 9 behandelt wurde) dort zurückgeblieben ist. Während die Radiärzone, wie gesagt, doch eine gewisse namhafte Hämateïnfärbung annimmt, bekommt die Körnchenzone meist bloß einen ganz unscheinbaren schmutziggrauen Ton. — Die innerste Zone bildet der Innenkörper *ikp* des Glaskörpers, eine oft scharf abgegrenzte und dann auch auffallend stark brechende, ein anderes Mal, wahrscheinlich in Folge weniger gelungener Erhaltung, undeutlich begrenzte und dann weniger stark (aber immerhin stärker als die Körnerzone, wenn nicht stärker als auch die Radiärzone) brechende Kugel. Eine eigentliche Tinction nimmt sie von der Hämateïnlösung I.A nicht an, sie wird nur etwas grau oder oft gelblich; noch eher färbt sie sich in Hämatoxylin-Kalibichromicum, gelegentlich sogar ziemlich intensiv. Dagegen verleiht ihr meine Goldchloridbehandlung stets eine dunkel-kirschrothe Farbe. Der Innenkörper sieht sogar im Präparat ganz homogen aus. Offenbar besteht er auch im Leben aus einer bedeutend festeren Substanz als die Körnchenzone.

Der, wie erwähnt, große Kern ist gegen den Glaskörper stets mehr oder weniger abgeplattet, und diese Fläche meist etwas concav,

die nach außen gekehrte convex. Sonst sind seine Contouren ziemlich unregelmäßig, nicht selten gelappt. In Fig. 9 Taf. 31 sieht man ihn von der Schmalseite, in der Zelle 2 in Fig. 2 Taf. 30 von der Breitseite, in den anderen Zellen in verschiedenen anderen Ansichten. Seine Membran ist sehr dünn. Er besitzt ein verhältnismäßig kleines achromatisches Kernkörperchen, *akk* in den Zellen 2, 3 und 4 von Fig. 2, und in der Zelle 1 von Fig. 1 auf Taf. 30. Außerdem hat er mehrere mit Hämateïnlösung I.A sehr stark tingirte chromatische Kernkörperchen *chkk* von verschiedener Größe und Form. Sonst ist der Kernraum nach Fixirung in Sublimatalkohol von einem dichten, ebenfalls stark chromatischen Maschenwerk als Kerngerüst eingenommen. In Fig. 9 Taf. 31 ist letzteres weniger reichlich, als in den Kernen der Retinazellen in Fig. 1 und 2 Taf. 30, wo indessen bloß ein Theil in die Kerne der Zellen 1 und 4 eingetragen ist. Es ist bemerkenswerth, dass während der Kern der subepidermalen Sinneszellen dem der Gliazellen in der centralen Fasermasse sehr ähnlich ist, die Kerne der epidermalen Sinneszellen bei *Pseudobranchellion* mehr denen der kleinen Ganglienzellen gleichen, nur sind sie verhältnismäßig noch kleiner.

Das Somatoplasma selbst bietet nichts Besonderes. Verschiedene, z. B. stärker tingirbare, chromatische Zonen sind darin nicht differenzirt. Aber das Ganze ist ziemlich und etwas ungleichmäßig chromatisch, sonst ist es eine dichte, feinkörnige und feinwabige Substanz. Nach außen ist es von keiner ausgesprochenen Zellmembran begrenzt, ja nicht einmal von einer erhärteten, irgendwie differenzirten Grenzschicht wird es umgeben. Einige Mal sah ich darin etwas, wie ein großes, homogenes Centrosoma mit Attractionssphäre peripherisch vom Kern.

Abnormerweise kommen auch zwei oder drei Glaskörper in einer subepidermalen Sinneszelle vor; gelegentlich können diese mit einander verschmelzen.

Nachdem die leitende Primitivfibrille, von einem sensorischen Bündel abgezweigt, eine meist ziemlich lange Strecke von einer mehr oder weniger auffälligen Menge blassblaugrauer Perifibrillärsubstanz und außerdem noch von einer äußerst feinen Grenzschicht der Grundgallerte (Gliamembran?) umhüllt zurückgelegt hat, tritt sie in die subepidermale Sinneszelle stets von der Seite ein, wo der Kern liegt, und dieser ist meist der Epidermis zugekehrt. Die Primitivfibrillen, welche für die subepidermalen Sinneszellen oder Retinazellen bestimmt sind, lassen sich durch ihre Dicke und ihre starke Tingirbarkeit mit

Hämateïnlösung I. A unter den übrigen, viel dünneren und meist schwächer tingirten sensorischen Primitivfibrillen für die epidermalen Sinneszellen schon im Nervenstamm, bevor sie sich abgetrennt haben, leicht erkennen und verfolgen. Die der eventuellen Gliamembran der Fibrille entsprechenden parallelen Contourlinien folgen auch hier nicht den kleinen Wellenwindungen der Primitivfibrille (s. *gm* um *lpf* herum in Fig. 9 Taf. 31). Jede subepidermale Sinneszelle erhält ebenfalls eine solche Primitivfibrille, nie mehr. Wenn letztere zufällig von der Glaskörperseite in die Nähe der Zelle kommt, so macht sie um diese einen Bogen, um vor dem Eindringen die Kernseite zu erreichen.

Die perifibrilläre Umhüllung verliert sich an der Oberfläche der Zelle, und die leitende Primitivfibrille allein tritt in sie ein. Sie schreitet dort, eventuell ihren früheren geschlängelten, welligen Verlauf fortsetzend, gegen den Kern zu, erreicht aber diesen nicht, sondern spaltet sich in zwei, gelegentlich gleich mehrere Schenkel; diese Schenkel spalten sich wieder und umfassen den Kern, vereinigen sich aber und kehren hinter dem Kern nicht zurück, sondern ziehen über den Glaskörper weiter. Indem sie sich nun durch Seitenäste und Endäste mit einander mehrfach verbinden, und zwar auch nicht bloß verflechten, sondern an dreischenkeligen Knotenpunkten verlöthen, entsteht auch hier ein Neurofibrillengitter, welches aber nicht bloß den Kern, sondern Kern und Glaskörper gleichzeitig umfasst. Ausgenommen, wo es sich um Gabelung einer dickeren Neurofibrille handelt, sind die drei in einem Punkte zusammenstoßenden Schenkel meist gleich dick, es findet also keine solche Verschmelzung der Drähte statt, dass zwei dünnere sich stets zu einem dickeren vereinigen würden, sondern eine netzförmige Umordnung der in der eintretenden Primitivfibrille in parallelen Längsreihen, den leitenden Elementarfibrillen, angeordneten Neurotagmen. Dass das Neurofibrillengitter hinter dem Glaskörper auch bei *Pseudobranchellion*, wie wir es bei *Hirudo* sehen werden, ganz geschlossen ist, konnte ich bis jetzt nicht mit Sicherheit entziffern; so viel kann ich aber bestimmt sehen, dass im Auge erstens die Neurofibrillengitter von benachbarten Retinazellen durch leitende Brücken mit einander verbunden sind, und zweitens aus den Gittern einzelne dünnste Drähte aus- und in das umhüllende Gewebe, das heißt, zwischen die Pigmentzellen eintreten. Auch die leitenden Brücken gehören zu den dünnsten Neurofibrillen und noch dazu liegen sie für die sichere Entscheidung des wirklichen Überganges aus einer Zelle in die andere meist sehr ungünstig; hierüber jedoch weiter

unten bei den Retinazellen von *Hirudo*. In den Glaskörper dringt ebenso wenig, wie in den Kern, irgend eine Neurofibrille ein.

Die Verhältnisse des Neurofibrillengitters in diesen Zellen mögen durch Fig. 9 Taf. 31 und Fig. 2 Taf. 30 illustrirt werden. Die in ersterer Figur gezeichnete Zelle wurde besonders desshalb gewählt, weil in ihr die einzelnen Bestandtheile einer subepidermalen Sinneszelle sehr anschaulich hervortreten, und weil der Eintritt der Primitivfibrille in die Zelle und ihre Spaltung in mehrere Schenkel innerhalb der Zelle sowohl, als auch überhaupt die Lage des Neurofibrillengitters im Somatoplasma, und nicht etwa pericellulär, auf den ersten Blick über allen Zweifel erhaben schien. Nur die bei der angewandten 1500fachen Vergrößerung mit dem ABBE'schen Apparat gut verfolgbaren Neurofibrillen über und unter dem Kern wurden eingezeichnet. Um den Glaskörper herum verhinderte leider eine zu starke Tinction des Somatoplasmas das weitere Verfolgen von ihnen. In dieser Beziehung sind die Zellen 2 und 3 von Fig. 2 Taf. 30 bedeutend günstiger. Desshalb fand ich es auch nicht mehr nothwendig, das Neurofibrillengitter auch in die anderen Retinazellen mit allen sichtbaren Drähten einzuzeichnen, sondern beschränkte mich auf einige besonders auffällige und auf die Wiedergabe des Eintrittes der Primitivfibrille in die Zelle. Alle hätten das ganze Bild nur zu complicirt gemacht. Zwischen Zelle 3 und 2 einerseits und zwischen 2 und 4 andererseits sind deutliche leitende Brücken sichtbar. An 2 ist auch der Austritt einer feinsten Neurofibrille wahrnehmbar.

Eine außerordentlich schöne Illustration der Bedeutung und des continuirlichen, individuellen Verlaufes der leitenden Primitivfibrillen erhält man, wenn man die Innervirung des Auges von *Pseudobranchellion* an sagittalen, frontalen und transversalen Schnittreihen aus gut gestreckten Thieren nach meiner Hämateïntinction der leitenden Primitivfibrillen untersucht.

In jedem Auge fand ich bei Zählungen an verschiedenen Thieren stets entweder 8 oder 9 Retinazellen; auch kommt es vor, dass im linken Auge 9, im rechten 8 vorhanden sind. In der Mehrzahl der Fälle fand ich jedoch 9 Zellen, so dass wohl diese Zahl die typische sein dürfte. Diese 9 Zellen sind eng an einander gepresst und bilden, ohne nennenswerthe Zwischensubstanz, eine bei in spontaner Streckung fixirten Thieren annähernd kugelige Gruppe. Die Kugel besitzt eine sehr eng anliegende, besonders nach Hämatoxylin-Kalibichromicum ziemlich dunkel aussehende gemein-

same Membrana propria von höchstens (bei großen Thieren) 2 μ Dicke, welche keine Septen zwischen die Retinazellen sendet. Die caudale, etwas mehr ventrale und mediale Hälfte der Kugel steckt in einer im Leben oder nicht entpigmentirt braunschwarzen Pigmentschale.

Von den das Pigment, wie es scheint, zusammensetzenden Substanzen ist am leichtesten eine mehr violette löslich; eine mehr gelbliche widersteht sogar einer langen Behandlung mit Chloroform und ähnlichen Reagentien. Die Pigmentschale besteht aus einer einzigen Lage von mehr epithelartigen Pigmentzellen. Dieselben sind ziemlich groß, von der Fläche unregelmäßig polygonal, aber fortsatzlos. Die an dem Rande der Pigmentschale liegenden sind stärker abgeplattet, in der Mitte, wo der Kern, meist der Außenfläche der Zelle genähert, liegt, bauchig, an den Rändern verdünnt, dachziegelartig über einander geschoben. Weiter vom Rande der Pigmentschale sind sie dicker, haben einen geringeren Flächendurchmesser und sind mit schrägen Berührungsflächen an einander gepresst. Ihr Kern ist mittelgroß, kugelig und chromatinarm. Sie besitzen ein grobwabiges Somatoplasma, wo in den Wabenwänden sogar nach längerer Chloroformbehandlung, besonders peripherisch feine olivenbraune Pigmentkörnchen dicht eingelagert sind. Nach Celloidineinbettung, wo also kein Chloroform zur Wirkung kommt, bleiben in den Pigmentzellen außer den feinsten, auch dem Chloroform widerstehenden Pigmentkörnchen noch viel größere Pigmentkügelchen zurück, welche von jenen etwas verschieden zu sein scheinen.

Ich möchte die eben beschriebenen Pigmentzellen (*pz* in Fig. 1 und 2 Taf. 30) als specifische, vielleicht Sinnespigmentzellen des Auges betrachten. Leider stützen sich einige gelegentlich von mir gemachte Beobachtungen, als ob aus den Retinazellen herausgetretene Neurofibrillen in diese Zellen eindringen würden, auf mikroskopische Bilder, die ich selbst nicht ganz einwurfsfrei finde. Immerhin unterscheiden sie sich einerseits von den pigmentirten Polsterzellen, andererseits von den verästelten interstitialen Pigmentzellen ganz wesentlich. Eine Anzahl großer Polsterzellen mit grünlichgrauen, nicht gelblichen Pigmentkörnchen legen sich nämlich besonders caudal und dorsal an die Pigmentschale des Auges an, und verästelte Pigmentzellen befinden sich ebenfalls in der Umgebung des Auges im Bindegewebe.

Zwischen den Zellen der Pigmentschale erscheinen hier und da kleine, ziemlich chromatinreiche Kerne, die ich wandernden Leuko-

cyten zuschreibe. Zwischen den Retinazellen innerhalb der Membrana propria kommen sie gelegentlich auch vor.

Die Retinazellen, deren ursprünglich kugelige Form durch gegenseitigen Druck in der Augenkugel, wie gesagt, stark verändert ist, sind stets so orientirt, dass ihr Glaskörper der Pigmentschale und ihr Kern der pigmentlosen, rostrad, etwas laterad und dorsad gerichteten Hemisphäre der Augenkugel zugekehrt ist.

Schon daraus folgt, was die Schnittreihen deutlich an den Tag legen, dass der eigentliche Augennerv von vorn in das Auge eindringt. Der vom begleitenden Nerv schon isolirte Augennerv besteht aber aus einem Bündel von genau so vielen leitenden Primitivfibrillen, wie Retinazellen in der Augenkugel zu zählen sind: giebt es deren 8, so enthält er 8, giebt es deren 9, so enthält er genau 9 Primitivfibrillen. Und diese zwar nicht gleich dicken, aber ausnahmslos sehr starken Primitivfibrillen sind auch in meinen Hämateïnschnitten so scharf gezeichnet, so schwarz und von einander durch beinahe farblose Interfibrillärsubstanz so deutlich getrennt, dass es stets ein Leichtes ist, sie sowohl in Quer-, als auch in Längsansichten des Nerven zu zählen, in der Schnittdicke zu verfolgen, ja in den auf einander folgenden Schnitten immer wieder aufzufinden und bis in den subösophagealen Theil des Schlundringes hinein zu verfolgen. Die 9 (oder 8) Primitivfibrillen des betreffenden Auges treten aus der Unterschlundgruppe mit dem rostralsten großen Nervenstamm, d. h. da die ersten zwei Nervenstämme in ziemlich gleicher Transversalebene austreten, mit dem dorsaleren von beiden aus (*ne I*, erster Nervenstamm, in Fig. 2 Taf. 29). In diesem Nervenstamm sind sie bald mehr peripherisch gegen die Medianebene zu, bald tiefer, umgeben von anderen Bahnen, gelagert. Im Querschnitt des Stammes bilden sie eine meist dorso-ventral längliche Gruppe, gelegentlich eine Reihe von Punkten. Früher oder später verlassen sie den großen Stamm in einem kleineren Nerven, welcher vom ersteren anfangs nur wenig divergirt, aber in der Höhe der Augen schon deutlich von ihm getrennt zu sein pflegt. In einem solchen Transversalschnitt ist es der kleinste und dorsalste von den drei Nervenquerschnitten, die man rechts und links unweit von der Rüsselscheide im Kopfe sieht. In diesem Nerv liegen die Primitivfibrillen des Auges stets mehr medianwärts, sonst aber in verschiedener Form gruppirt. Nicht selten trennt sich dieser Nerv vom Stamm I erst kurz, bevor ihn der eigentliche Augennerv verlässt. In dieser Beziehung sind sogar rechte und linke Seite desselben

Thieres oft ungleich. Hier sind die Primitivfibrillen, da sie in der Gruppe, die sie bilden, ziemlich weit von einander liegen, besonders leicht zu zählen. In einer bereits vor das betreffende Auge fallenden Transversalebene trennen sich endlich die 9 Primitivfibrillen vom begleitenden Nerven und bilden für sich ein Bündel von rundlichem Querschnitt, den eigentlichen Augennerven. Er entspringt bald einfach unter rechtem Winkel, bald mit einer kleinen Krümmung, schlägt aber stets sofort eine transversale, laterale Richtung ein. Die Sagittalebene, wo das Auge liegt, erreicht er etwas rostral vom Auge und strahlt sofort in seine Primitivfibrillen aus einander, welche nach mehr oder weniger geschlängeltem, etwas caudad gerichtetem Verlauf in ihre Retinazellen, wie gesagt, stets von der Kernseite eintreten. Es kommt indessen vor, dass sich ein oder zwei Primitivfibrillen schon früher vom Bündel trennen und neben diesem herschreitend ihre Retinazelle erreichen.

Der Nerv, mit dem der Augennerv nach dem Verlassen des großen Stammes *I* noch eine Zeit lang vereint gewesen ist, setzt seinen longitudinalen Weg rostrad fort, spaltet sich aber bald in mehrere Äste, welche für verschiedene Tastkegelchen der ersten Körperringe bestimmt sind, und zwar in erster Linie für die dorsalen. Einen größeren Antheil an der Innervirung der vordersten Körperspitze nehmen indessen die im Stamm *I* selbst vereinigten Nerven, bestimmt namentlich für die sehr großen Tastkegelchen an der ventralen Fläche und an der Seitenlinie der Körperspitze vor der Öffnung, welche zum Hervorstrecken des Saugstechers (Rüssels) dient. (Diese eigentliche Mundöffnung führt in eine longitudinale Rinne, welche sich mehr oder weniger deutlich bis zum vordersten Körperende fortsetzt.) Übrigens sind die Äste der verschiedenen Nerven auch in diesem Körpertheil vielfach mit einander verbunden, so dass ein kleiner Nerv Primitivfibrillen von verschiedener Herkunft führen kann. Bei den Verästelungen sondern sich die stärksten Primitivfibrillen allmählich alle ab und gehen einzeln zu den subepidermalen Sinneszellen, von welchen, wie gesagt, stets die kleinsten den Epithelzellen der Tastkegelchen auffälliger genähert sind.

Von einem innigeren Zusammenhang des Auges mit einem bestimmten, etwa stärker entwickelten Tastkegelchen kann bei *Pseudobranchellion* keine Rede sein. Über dem Auge, dicht vor demselben oder auch in seiner Nähe, befindet sich kein größeres Tastkegelchen. Diejenigen, die noch am nächsten dabei sind, werden nicht von dem Nerven her innervirt, welcher mit dem Augennerv vereint gewesen

ist, und jener Nerv innervirt mit seinen Ästen mehrere Tastkegelchen von verschiedener Lage. Übrigens liegt auch das Auge bei *Pseudobranchellion* verhältnismäßig sehr tief, nämlich zur Seite der Saugstecherscheide, unter einer mächtigen Lage von Drüsenzellen innerhalb der Quer-, Diagonal- und Längsmuskelfasern. Ja auch von den Tastkegelchen und den in ihrer Nähe liegenden subepidermalen Sinneszellen liegen eigentlich gar keine Beweise dafür vor, dass irgend eine nähere physiologische Zusammenwirkung von ihnen stattfindet; oft erhalten die nächstliegenden subepidermalen Sinneszellen ihre Primitivfibrille von einem anderen Nervenast, als die epidermalen Sinneszellen des betreffenden Tastkegelchens.

Das Thier, dessen Auge in Fig. 1 und 2 Taf. 30 bei genau 1000facher Vergrößerung gezeichnet ist, war ziemlich contrahirt, mit etwas ventralwärts gekrümmtem vorderen Körperende. Desshalb ist das Auge hier nicht kugelig, wie bei mäßig gestreckten Exemplaren, sondern mehr linsenförmig, ja etwas oval. Es ist in der sagittalen Serie, schräg zur Linsenfläche auf 4 Schnitte von 20 μ Dicke vertheilt. Der erste und vierte Schnitt enthält davon bloß je ein tangentiales Segment, welches die Schnittdicke nicht ausfüllt; jener, der medialste, außer dem entsprechenden Theil der Pigmentschale etwas von den Zellen 1, 6 und 7, namentlich ein Segment der kugeligen Glaskörper; dieser, der lateralste von den vieren, außer zum Theil den Rand der Pigmentschale, eine tangentiale Schicht des Kernes von 4, über welcher das Neurofibrillengitter mit der sich theilenden Primitivfibrille in besonders günstiger Lage zu sehen ist. Die pigmentlose Fläche des Auges ist nämlich hier, in Folge der Contraction des Thieres, etwas mehr als sonst lateralwärts gekehrt, und gerade desshalb kann man so viel von der Ausbreitung des Neurofibrillengitters in den Zellen im 3. Schnitt, in Fig. 2 sehen. In dieser Weise sind, wenn auch nicht vollkommen, sämmtliche neun Retinazellen im 2. und 3. Schnitt enthalten und konnten in Fig. 1 und 2 gezeichnet werden. Der Augennerv *sb* von Fig. 1 verläuft schräg durch die Schnittdicke und erreicht die rostrale, pigmentlose Hemisphäre der Augenkugel noch nicht; die distalen Enden der Fibrillenstücke sind an einer kleinen Krümmung quer durchgeschnitten. Hier sind bloß 7 sichtbar; die zwei rostralsten fallen schon in den folgenden Schnitt, in Fig. 2. Wäre das Thier gestreckt gewesen, so könnte man in einem solchen sagittalen Schnitt bloß das Querschnittbild des Nerven mit neun sich beim Drehen der Mikrometerschraube auf und ab bewegenden Punkten oder krummen

Strichen sehen. So aber hat sich der Nerv zu einem Bogen gekrümmt, dessen proximal liegender Theil in Fig. 1, der distale in Fig. 2 wiedergegeben werden konnte. In der letzteren sind schon alle neun Primitivfibrillen sichtbar; zwei, nämlich die für Zelle 7 und 4, konnten nicht unmittelbar mit dem Zeichenapparat eingezeichnet werden, da sie genau unter den Fibrillen für Zelle 2, 3 und 8 liegen, von diesen also in der Zeichnung verdeckt worden wären. Desshalb habe ich sie nachträglich in etwas veränderter Lage eingezeichnet. Alle sind bis in ihre Zellen innerhalb der Schnittdicke zu verfolgen; nur von *spf* 4 und *spf* 7 liegt das verbindende Stück in anderen Schnitten: für *spf* 7 im vorhergehenden, für *spf* 4 im folgenden Schnitt. Die Zusammengehörigkeit der Stücke ist aber so deutlich, dass ich das Fragezeichen auch ganz gut hätte weglassen können.

Die Retinazellen oder subepidermalen Sinneszellen bei *Hirudo.* Das ursächliche Moment, worauf ihr Unterschied von denen bei *Pseudobranchellion* zurückzuführen ist, besteht in der viel stärkeren Entwicklung ihres Glaskörpers, welcher in Folge des wulst- oder höckerförmigen Hineinwachsens von Somatoplasma gegen das Centrum des Glaskörpers seine Kugelform verloren und eine ziemlich schwer definirbare, wechselnde Form, bald mehr die eines Napfes oder einer Kappe, bald die einer Bohne, bald die eines dicken, gebogenen Lappens angenommen hat.

Sie sind sehr verschieden groß, sogar in den Augen; die größten etwa wie bei *Pseudobranchellion.* Auch ihre ursprüngliche Form, die sie, wenn sie vereinzelt im Bindegewebe liegen, aufweisen, ist kugelig; eine so große Abweichung davon, wie bei *Pseudobranchellion* kommt nicht einmal im Auge vor: hier sind sie mehr oder weniger regelmäßig ellipsoidisch oder ovoid mit abgeplatteten gegenseitigen Berührungsflächen. Dagegen kommen sie auch außerhalb des Auges in Gruppen vor, wo mehrere an einander gedrückt sind und dieselben Formen, wie im Auge annehmen. Überhaupt sind sie viel zahlreicher, als bei *Pseudobranchellion.*

Der vorspringende Somatoplasmahügel *vh* ist sehr verschieden geformt und sehr verschieden groß, besonders sehr verschieden hoch. Bald ist er mehr kegelförmig, bald mehr länglich; er kann eine breite Basis besitzen (*vh* in der Zelle *e* von Fig. 7 Taf. 31), oder er ist am Fuße verdünnt: er ist wie mit einem Stiele versehen oder sitzt einer dünneren Leiste auf (in Zelle *d* von Fig. 7 Taf. 31, oder in *g* und *f* von Fig. 3 Taf. 30). Bei einem länglichen Hügel kann die Basis z. B. in der Mitte schmäler, an den beiden Enden breiter

sein. Demnach muss der Glaskörper auf Schnitten ein sehr wechselndes Aussehen erhalten; natürlich wird sein Durchschnittsbild auch in derselben Zelle verschieden sein, je nachdem der z. B. längliche Hügel transversal, sagittal oder frontal durchschnitten ist. So erscheint er bei transversal durchschnittenem Hügel, z. B. *gkp* in der Zelle *g* oder *f* von Fig. 3 Taf. 30, hufeisenförmig; bei sagittalem Durchschnitt ist er ähnlich, aber weniger gekrümmt, mehr sichelförmig. Bei frontalem Durchschnitt des Hügels wird er, je nach der Schnittebene, bald einen ovalen Ring darstellen, wie in Zelle *a* von Fig. 7 Taf. 31, bald zwei von einander getrennte Ovale von gleicher oder verschiedener Größe, wie in Zelle *b* von Fig. 12 Taf. 28; endlich kann er, wie in Zelle *c* von Fig. 5 Taf. 31, in Form von zwei gegen einander gekrümmten Würsten erscheinen. Gelegentlich trennt der Schnitt auch mehrere, am häufigsten drei verschieden geformte Stücke des Glaskörpers von einander, wie in Zelle *b* von Fig. 7 Taf. 31.

Sonst ist der Glaskörper ganz so wie bei *Pseudobranchellion* beschaffen. Leider sind seine Bestandtheile in Dauerpräparaten noch schwerer zu erhalten, am ehesten bei Osmiumfixirung, welche aber das Gelingen meiner Goldchlorid- und Hämateïntinction sehr beeinträchtigt. Stets deutlich und unversehrt zu sehen ist nur die Radiärzone: *gzo*, z. B. in den Zellen *g* von Fig. 3, Taf. 30 und *c* von Fig. 5 Taf. 31. Wo die Striche, wie in der letzteren Zelle, in Punkte übergehen, sind die Stäbchen der Radiärzone im optischen Querschnitt zu sehen. Die Grenzschicht zeigt sich im Durchschnitt als eine mit Punkten besetzte Linie, ausgenommen am vorspringenden Hügel, wo die Punkte an der sonst ebenso deutlichen Grenzlinie fehlen. Die äußere Contourlinie des Außenhofes ist schärfer, als bei *Pseudobranchellion*, und ist ebenfalls mit Punkten besetzt. Der Außenhof könnte bei *Hirudo* wegen seines feingekörnten Aussehens auch äußere Körnchenzone genannt werden (*akzo* in Fig. 3 Taf. 30). Der Außenhof wird gegen die Basis des Hügels zu immer schmäler, bis endlich die Grenzlinie des Glaskörpers und die äußere Contourlinie des Hofes mit einander verschmelzen. Dieses Verhältnis ist besonders in den eben erwähnten zwei Zellen zum Ausdruck gebracht. Dagegen habe ich die inneren Zonen des Glaskörpers nicht eingezeichnet, sondern sie der Einfachheit wegen überall als eine Zone, helle Zone, *hzo*, behandelt.

Das Somatoplasma bildet, außer im vorspringenden Hügel, eine viel schmälere Zone, als bei *Pseudobranchellion*, und da der vor-

springende Hügel, besonders in den freiliegenden Zellen, oft ganz klein ist, so kann die ganze Zelle wie ein großer Glaskörper mit einer dünnen Umhüllung von Somatoplasma aussehen. Der vorspringende Hügel deckt einen anderen, niedrigeren Hügel, *izo* in Zelle *c* Fig. 7 Taf. 31, welcher bei frontaler Ansicht gewissermaßen eine Innenzone des Hügels darstellt, wie in Zelle *a* derselben Figur. Diese Innenzone des Hügels besteht aus einem grobkörnigeren, sich dunkler tingirenden Somatoplasma, welches durch zwei concentrische, ebenfalls mit Punkten besetzte Linien begrenzt wird. Die Innenzone verbreitert sich gegen die Basis des Hügels und verliert sich sammt ihren zwei Grenzlinien im übrigen Somatoplasma allmählich. Besonders in frontaler Ansicht sieht man, dass die Innenzone des Hügels, namentlich gegen die Basis des letzteren, von längsverlaufenden Zügen von Fäserchen durchsetzt ist, die an den Enden des Hügels im Somatoplasma aus einander strahlen (Zelle *b* von Fig. 12 Taf. 28). Von der Natur dieser sich mit Goldchlorid und Hämateïnlösung I. A stärker tingirenden Fäserchen kann ich nichts weiter mittheilen, als dass sie nichts mit den Neurofibrillen, von denen sie leicht zu unterscheiden sind, zu thun haben. — Eine Zellmembran ist nicht vorhanden, auch eine verdichtete Grenzschicht wenig ausgesprochen.

Der Kern ist verhältnismäßig sehr klein, nicht größer als der der Nervenzellen. Er ist auch ähnlich beschaffen, ebenso chromatinarm; er ist kurz oval, aber mehr oder weniger abgeplattet, nicht selten gegen den Glaskörper zu concav. Stets liegt er an der Peripherie der Zelle; obwohl meist in der Basis des vorspringenden Hügels, dringt er nie in diesem gegen das Centrum der Zelle vor. Das Kernkörperchen ist, wenn auch excentrisch, nicht bis zur Abplattung wandständig, wie in den Kernen der Ganglien- und Nervenzellen; und in dieser Beziehung gleicht der Kern der subepithelialen Sinneszellen bei *Hirudo* den Kernen der epithelialen, nur ist sein stets einziger Nucleolus etwas größer. Das ohnehin spärliche Kerngerüst habe ich in den Figuren nicht eingezeichnet: Zelle *c* von Fig. 3 Taf. 30 und Zelle *c* in Fig. 5 Taf. 31 zeigen den Kern *k* von der Fläche, Zelle *b* in Fig. 12 Taf. 28 schräg, Zelle *c* ebendort mehr von der Seite und entfernter von der Basis des Hügels als gewöhnlich.

Jede subepidermale Sinneszelle erhält auch bei *Hirudo* nur eine leitende Primitivfibrille. Diese ist zwar stärker, als die, welche in die epidermalen Sinneszellen eindringen, jedoch nicht so stark, wie bei *Pseudobranchellion*. Sie dringt ebenfalls von der Kernseite, aber keineswegs immer in der Nähe des Kernes ein, schreitet nicht in

radiärer Richtung, etwa in den Hügel hinein, vor, sondern biegt sich sofort parallel zur Peripherie um und fängt an, sich gleichzeitig zu verästeln; aber schon die ersten Äste sind mit einander und mit dem Stamm durch Querbrücken verbunden. Der Stamm der Primitivfibrille verliert sich übrigens sehr bald in dem Neurofibrillengitter, welches er bildet. Das Neurofibrillengitter liegt überall in der schmalen Somatoplasmazone, außerhalb des den Glaskörper umgebenden Außenhofes, aber doch noch in einiger Entfernung von der Peripherie der Sinneszelle. Es ist ringsherum vollkommen geschlossen und in gleicher Weise ausgebildet, mit verschieden geformten, kleineren und größeren Maschen und verschieden dicken Drähten. Im Allgemeinen kann man sagen, dass dickere Drähte größere Maschen bilden, und diese durch dünnere Drähte in kleinere eingetheilt werden. Im Ganzen und Großen ist das Gitter von einer erstaunlichen Regelmäßigkeit: eine zierliche Gitterkugel, welche ebenso wie bei *Pseudobranchellion* den Glaskörper sammt dem Kern einschließt und auch an der Basis des vorspringenden Hügels vorbeizieht, sich in diesen nicht mit einstülpt. Indessen treten mehrere Drähte, die das Gitter verlassen, in den Hügel ein, dringen dort eventuell bis beinahe an den Glaskörper vor, biegen sich dann um und kehren nach einem kürzeren oder längeren Weg im Hügel in die Gitterkugel zurück. Besonders die Basis des Hügels wird häufig von einer Neurofibrille durchsetzt, von welcher Äste weiter in den Hügel hinaufsteigen. Zur Bildung eines Neurofibrillengitters auch im Hügel kommt es nicht (s. die Zellen *b*, *d*, *e* in Fig. 7, *c* in Fig. 5 Taf. 31, *b* in Fig. 12 Taf. 28 und *g* in Fig. 3 Taf. 30). Ebenso wenig wird der Kern allseitig umgittert: außen und von den Seiten umgeben ihn die Maschen des gemeinsamen Gitters, aber besondere Drähte, die ihn auch von der dem Glaskörper zugekehrten Seite durchkreuzen würden, giebt das Gitter nicht ab.

In die Zellen *a*, *b*, *c*, *d*, *e* von Fig. 3 Taf. 30 sind sämmtliche Drähte des Neurofibrillengitters, die in der Schnittdicke von 10 μ, welche von den durch den Schnitt abgetragenen Segmenten dieser Retinazellen nicht ganz ausgefüllt wird, nur enthalten, beziehungsweise mit dem Abbe'schen Apparat verfolgbar gewesen sind, in eine Ebene projicirt, bei 1070facher Vergrößerung eingezeichnet. Ebenso bei der Zelle *a* von Fig. 5 Taf. 31, welche einer stärkeren, 1350fachen Vergrößerung entspricht. Hier ist der Eintritt von Primitivfibrille *pf* 2 in die Zelle *a*, von *pf* 1 in die Zelle *d* innerhalb der Schnittdicke verfolgbar. In Zelle *d* sind die Neurofibrillen nur in so fern einge-

tragen, als sie direct auf Äste von *pf 1* zurückführbar sind. In Zelle *b* tritt Primitivfibrille *pf 3* ein und geht unmittelbar in das Neurofibrillengitter über, von welchem weniger zu sehen ist, weil von Zelle *b* eine ziemlich äquatoriale, nach oben und unten offene Zone in den Schnitt gefallen ist. Von Zelle *c* fällt in die Schnittdicke schon eine mehr polare, aber noch ebenfalls nach oben und unten offene Zone.

Bei äquatorialer Einstellung und ohne Veränderung der gerade eingestellten Ebene während der Beobachtung bietet das Neurofibrillengitter eine innerhalb der Zellgrenze mit dieser parallel liegende Reihe von Punkten, welche hier und da durch eine Linie mit einander verbunden sind. Man sieht die Punkte — Drähte des Neurofibrillengitters im optischen Querschnitt — stets nur in einer Reihe. Innerhalb einer Schittdicke von 10 μ erkennt man schon durch Heben und Senken des Tubus die Verbindung eines jeden Punktes mit dem benachbarten, und als Projectionsbild bekommt man, wenn man unter dem Zeichenapparat den sich bewegenden Punkt mit der Bleistiftspitze genau verfolgt, eine mehr oder weniger zickzackförmige, im Ganzen doch mit der Zellgrenze parallele Linie, an den Ecken mit je einem Punkte besetzt, welcher die optische Täuschung hervorruft, als ob er einen größeren Durchmesser hätte, als die Dicke der die Punkte verbindenden Linien. Solche mehr oder weniger genau äquatoriale Projectionsbilder sind in die Zellen *a*, *b*, *d* und *e* von Fig. 7, in *b* von Fig. 5 Taf. 31 und in *g* und *h* von Fig. 3 Taf. 30 eingezeichnet. Genau äquatoriale Projectionsbilder des Neurofibrillengitters bekommt man natürlich am leichtesten in den größten Retinazellen oder subepidermalen Sinneszellen, wenn die richtige Zone von ihnen in der Schnittdicke enthalten ist. Ich meinerseits war in den gewählten Figuren mehr auf die Darstellung der Neurofibrillen in Form eines Gitters bedacht. Ein besonders schönes Beispiel dafür bietet das in Fig. 8 Taf. 31 bei 1500facher Vergrößerung dargestellte, etwa 5 μ hohe Segment einer Retinazelle *rz* in einem 10 μ dicken Schnitt. Über dem Segment befindet sich eine sehr durchsichtige, kaum irgend welche Structurelemente enthaltende Interstitialsubstanz, so dass die Neurofibrillen — das leitende Gitter *lg* — mit einer geradezu idealen Schärfe hervortreten. Die Punkte sind die bereits nach unten gekrümmten Drähte, wo sie der Schnitt getroffen hat. Es handelt sich um die von einer frontalen Serie des *Hirudo*-Kopfes zuerst getroffene dorsalste, schon außerhalb der Pigmenthülle und am nächsten zum Epithel liegende Retinazelle des dritten rechten Auges, von welchem

weiter in der Serie in Fig. 8 Taf. 25, Fig. 3 Taf. 30, Fig. 4 und 6 Taf. 31 das betreffende Schnittbild ganz, in Fig. 12 Taf. 28, Fig. 5 und 7 Taf. 31 zum Theil dargestellt wurde. Fig. 4 und 5 Taf. 31 beziehen sich auf denselben Schnitt: erstere stellt bei schwächerer Vergrößerung bloß die Anordnung der Retinazellen (*r*) und den Eintritt des Nerven (*n*) dar, mit theilweiser Andeutung des Neurofibrillengitters in den Zellen *a*, *b*, *c* und *d*, in welche es in Fig. 5, wie gesagt, bei starker Vergrößerung eingezeichnet ist.

Die Neurofibrillengitter der an einander stoßenden Retinazellen sind mit einander durch Neurofibrillenbrücken mehrfach verbunden. Diese Brücken sind nur selten so stark, wie zwischen Zelle *c* und *d* in Fig. 12 Taf. 28. Meist sind sie sogar außerordentlich dünn, und der Übergang findet nicht auf dem kürzesten Wege, senkrecht auf die sich berührenden Grenzflächen, sondern ziemlich schräg, unter geringem Winkel auf die Grenzflächen, statt. Desshalb ist es in den meisten Fällen sehr schwer sicher zu unterscheiden, ob ein Übergang wirklich stattfindet oder bloß vorgetäuscht wird dadurch, dass sich die benachbarten Zellen schräg über einander schieben, und man nicht genau bestimmen kann, wie weit in der Schnittdicke die eine und die andere Zelle reicht. Man glaubt beim Verfolgen einer Primitivfibrille die Grenze der benachbarten Zelle bereits überschritten zu haben, während man die Fibrille noch immer in derselben Zelle, aber über oder unter der anderen verfolgt. Um diesen Irrthum zu vermeiden, verfuhr ich in der von Fig. 4 und 5 Taf. 30 illustrirten Weise. Ich habe von den fraglichen Zellen, hier *a*, *b*, *c*, *d* und *e*, in drei verschiedenen Höhen innerhalb der Schnittdicke die Contouren genau mit dem Zeichenapparat nachgezogen, nämlich in der tiefsten und höchsten möglichen und in einer mittleren Einstellungsebene, um zu sehen, wie weit sich die Zellen einander decken: das ist in Fig. 5 geschehen. Dann habe ich die Contouren bei der mittleren Einstellung, die in Fig. 5 dicker ausgezogen sind, in einer anderen Figur, hier in 4, unter ungeänderten Bedingungen noch einmal gezeichnet. In diese Contouren projicirte ich nun die genau verfolgten Neurofibrillen. Wenn sich die die Verbindung herstellenden Fibrillen weiter über die in dieser Fig. 4 gezeichnete Grenzlinie von einem Gitter in das andere verfolgen ließen, als wie breit sich die Zellen in der Schnittdicke decken, dann findet in der That ein Übergang aus dem Neurofibrillengitter der einen Zelle in das der anderen statt. So greift in der Zeichnung die am weitesten gegen *c* vorgeschobene höchste Contourlinie 1 von Zelle *b* über die am weitesten gegen *b* vorge-

schobene tiefste Contourlinie 3 von Zelle *c* im Maximum etwa 10 mm weit hinweg. Aber sowohl die verbindende Brücke γ, als auch δ und ε gehen eine viel weitere Strecke ununterbrochen sowohl in das Neurofibrillengitter von *b* als auch von *c* über, also führt sicher ein ununterbrochener leitender Weg von *c* in *b* über. Dasselbe gilt aber von *a* und *b* mit den Brücken α und β, von *d* und *b* mit ζ, von *e* und *c* mit δ. In derselben Weise wurden die Neurofibrillenbrücken zwischen den Zellen von Fig. 5 Taf. 31, Fig. 12 Taf. 28 etc. geprüft. Ich kann also die Behauptung, dass benachbarte Retinazellen durch leitende Brücken mit einander verbunden sind, trotz der erwähnten Schwierigkeiten aufrecht halten, dabei indessen auch einige Irrthümer früherer Autoren berichtigen.

Um das Verhältnis der Retinazellen zu den Augennerven darstellen zu können, brauche ich wohl bei *Hirudo* nicht erst die Anatomie des Auges zu schildern. Diese ist schon zu gut bekannt, und desshalb will ich mich darauf beschränken, dem Leser Folgendes in die Erinnerung zu bringen.

Die Retinazellen, welche als eine länglich ovoide Gruppe, mit dem breiteren, pigmentlosen Pole nach außen, das Auge eigentlich ebenso wie bei *Pseudobranchellion* allein darstellen, reichen im Gegensatz zu *Pseudobranchellion* bis ganz an das Epithel (Fig. 8 Taf. 25). Die Pigmenthülle bildet einen Kelch, dessen Wand die Retinazellen in einer Reihe belegen, aber nichtsdestoweniger das ganze Lumen ausfüllen. Einzelne kleinere Retinazellen sind indessen, besonders am Boden des Pigmentkelches wie von den großen verdrängt und in die Pigmentwand eingedrückt. Auch können hier und da einzelne kleine Zellen von der Peripherie zwischen die großen eingekeilt sein, so dass der Retinazellenbelag stellenweise wie zweireihig aussieht.

Die Retinazellen berühren nicht unmittelbar die Pigmentwand, da die ganze Gruppe von ihnen zunächst von einer dünnen gemeinsamen Bindegewebshülle umgeben wird. Diese Hülle bildet keine so dichte Membrana propria für die Gruppe der Retinazellen, wie bei *Pseudobranchellion*, an der Öffnung des Pigmentkelches ist sie kaum von dem sonstigen, das Auge umgebenden Bindegewebe zu unterscheiden; im Inneren des Auges sendet sie einzelne Fibrillen zwischen die Retinazellen.

Der Pigmentbecher ist mit den Retinazellen bis über den Rand gefüllt, und einzelne Zellen scheinen darin nicht einmal Platz gefunden zu haben, sondern liegen neben dem Kelchrande zerstreut. Das virtuelle Lumen, umgeben, wie gesagt, von einer Lage von Retinazellen, entspricht der Augenachse. Man kann sich also auch

so ausdrücken, dass die Retinazellen eine Zelllage um die Augenachse herum bilden. Da nun diese Augenachse bei dem in den erwähnten Figuren dargestellten 3. Auge rostrad und laterad, aber auch etwas dorsad gerichtet ist, so konnte die Schnittrichtung jener frontalen Serie unmöglich parallel dieser Achse sein. In dieser Achse verläuft aber der Augennerv, welcher den Pigmentbecher am hinteren Augenpole, etwas laterad vom proximalen caudalen Ende der Augenachse, durchbohrt und so in die Achse selbst einlenkt. Die Richtung des Augennerven, bevor er in das Auge eintritt, bildet mit der Achse des dritten Auges einen kleinen, caudad und mediad geöffneten Winkel. Desshalb werden vom Rücken her gemachte frontale Schnitte von 10 μ Dicke zuerst vor und über dem dorsalen Rande des Pigmentbechers liegende Retinazellen und nur einen Theil des Kelchrandes enthalten, wie dies mit dem Schnitte von Fig. 8 Taf. 31 eben beginnt. Dann kommt die Öffnung des Bechers mit dem distalsten Theil des Augennerven, weiter nach innen die Öffnung mit dem mittleren Theile des intraocellären Verlaufes vom Augennerven: einen Schnitt zwischen diesen beiden Grenzen stellt Fig. 8 Taf. 25 dar. Wo der proximale Theil des Nerven innerhalb des Auges im Schnitte erscheint, da schneidet die Schnittebene gerade den ventralen Kelchrand: ein Theil dieses Bildes sind die Zellen und der Nerv in Fig. 7 Taf. 31. Kommt schon die Eintrittsstelle des Nerven in der Schnittreihe zum Vorschein, so ist die Öffnung des Pigmentbechers gegen das Epithel zu verschwunden, denn die Schnittebene schneidet die ventrale Kelchwand: so ist Fig. 4 Taf. 31 zu erklären. Weiter bleiben bloß die ventralsten Fibrillen des Nerven und die hintersten Zellen des ventralen Wandbelages — Fig. 3 Taf. 30 — noch weiter ventrale Segmente der Zellen am Grunde des Bechers, wie in Fig. 6 Taf. 31, und schließlich bloß Pigment vom Auge übrig.

Etwas anders gestaltet sich das Verhältnis des Augennerven zur Augenachse in dem vierten und noch mehr im fünften Augenpaare. Um kürzer zu sein, wollen wir bloß noch das fünfte Auge etwas näher berücksichtigen. Bei diesem ist die Öffnung des Pigmentbechers, wie man weiß, ebenfalls laterad und etwas dorsad, aber im Gegensatz zu dem dritten Auge (und natürlich auch zum ersten und zweiten) nicht rostrad, sondern caudad gerichtet. Aber der Augennerv erreicht das fünfte Auge ebenso wie das dritte mit einer rostralen, etwas lateralen und dorsalen Verlaufsrichtung; mit der Augenachse bildet er also einen sehr großen, über 140°, gegen die Medianebene offenen Winkel. Bei allen Augenpaaren drin gt e

übrigens durch das Pigment meist etwas ventral[1], beim 5. Augenpaar an der Seitenwand des Bechers ein, nicht am Fuße desselben, sondern sogar ziemlich weit lateralwärts davon. Mit der Achse des vierten Auges bildet der Augennerv einen kleineren, aber noch weit über 90° großen Winkel; in den Pigmentbecher dringt er weniger weit vom Fuße desselben ein. Mit der Achse des ersten Auges, welche in der Regel ebenso wie die des 2. und 3. Auges, nur meist etwas mehr, gekrümmt ist, bildet der Augennerv schon einen geringen Winkel, durchbohrt aber die Pigmenthülle ebenfalls etwas lateral am hinteren Pole des Bechers.

Der Augennerv besteht aus einem sehr dicken Bündel von verschieden, aber durchgehends ziemlich starken, sogar bei dem in Rede stehenden, gestreckten Thiere auffallend welligen Primitivfibrillen (*spf* in *n* von Fig. 7 und 4 Taf. 31, Fig. 8 Taf. 25, Fig. 4 Taf. 30). In Fig. 5 Taf. 31 sind fünf Primitivfibrillen, *pf* 1—5, bei 1500facher Vergrößerung, so weit sie in der Schnittdicke und Raum im Zeichenfelde des Abbe'schen Apparates vorhanden, genau gezeichnet[2]: von *pf* 5 und *pf* 4 nur kleinere Strecken, von *pf* 1 die längste Strecke bis in Zelle *d* hinein, indessen mit einer kleinen Unterbrechung dort, wo sie Zelle *a* überschreitet. (Die verbindenden Stückchen sind im vorhergehenden Schnitte aufzufinden.) Auch die Primitivfibrille *pf* in Fig. 3 Taf. 30 ließ sich durch das ganze Zeichenfeld bis in die Zelle *f* hinein verfolgen.

Die im Augennerv vereinigten Primitivfibrillen müssen sehr zahlreich sein, weil jede Retinazelle eine besondere erhält; dass sich welche vorher spalteten, und ein Ast die eine, der andere eine zweite Retinazelle versorgen würde, kommt nicht vor. Die Retinazellen am Grunde des Pigmentbechers sind bedeutend kleiner, als die am Rande desselben, aber nichtsdestoweniger hat jede ihre Primitivfibrille vom Schlundringe her gesondert. Und die Zahl der Retinazellen ist sogar in den Augen des am wenigsten entwickelten fünften Paares in der Regel mindestens dreimal so groß, wie bei *Pseudobranchellion*.

Die Retinazellen des *Hirudo*-Auges sind sehr verschieden orientirt; keineswegs liegt der Kern von allen der Augenachse, beziehungsweise

[1] Ob der Nerv die Pigmentwand mehr dorsal oder ventral zu durchbohren scheint, kann auch von Zufälligkeiten abhängen, namentlich vom verschiedenen Contractionszustand des vorderen Körperendes. Ganz constant ist aber bei allen Augenpaaren das, wenn auch nicht immer gleich ausgesprochene, laterale Eindringen des Nerven.

[2] In der Lithographie musste ein Theil ihres proximalen Verlaufes wegen Mangels an Raum auf der Tafel weggelassen werden.

dem Nerv zugekehrt, wie man es vielleicht nach dem bei *Pseudobranchellion* Mitgetheilten erwarten könnte. Desshalb muss manche Primitivfibrille, um ihre betreffende Zelle von der Kernseite zu erreichen, einen kleineren oder größeren Umweg machen, nachdem sie sich vom ganzen Bündel getrennt hat. Dieser Austritt aus dem Bündel geschieht z. B. im dritten Auge bald erst in der Höhe, wo die zu versorgende Zelle liegt, wie bei Primitivfibrille *pf* 2 und *pf* 3 in Fig. 5 Taf. 31, bald schon bedeutend früher, wie bei *pf* 1 ebendort. Dass aber eine Primitivfibrille distaler, als die zu versorgende Zelle liegt, heraustreten würde und demgemäß in eine proximale Richtung umkehren müsste, habe ich nie beobachtet; indessen kommt es gelegentlich vor, dass sich die Primitivfibrille unmittelbar vor dem Eindringen in die Zelle mehr oder weniger nach rückwärts krümmt.

Man darf jedoch nicht sagen, dass die einzelnen Retinazellen in einer den Lichtstrahlen, die in das Auge eindringen können, parallelen Richtung innervirt würden, ebenso wenig, wie das ganze Auge. Nur vom vierten und noch mehr vom fünften Auge könnte man es theilweise sagen. Hier müssen die in das Auge an der Seitenwand des Pigmentbechers eingedrungenen Primitivfibrillen sofort, wenn sie das virtuelle Lumen des Auges erreicht haben, in zwei Richtungen divergiren: der kleinere Theil wendet sich in rostraler und medialer Richtung gegen den Boden, der andere größere in caudaler und lateraler Richtung gegen die Öffnung des Pigmentbechers. Demnach wird der größere Theil der Retinazellen in einer der in das Auge eindringenden Lichtstrahlen entgegengesetzten Richtung, der kleinere Theil in der Richtung der Lichtstrahlen von den leitenden Bahnen erreicht. Im Allgemeinen kann man aber behaupten, das *Hirudo*-Auge sei gegen die Lichtrichtung, das *Pseudobranchellion*-Auge in der Lichtrichtung innervirt. In dieser Beziehung ist also zwischen *Hirudo* (auch *Aulastoma* und, wie ich glaube — mich zu überzeugen habe ich noch keine Zeit gehabt — allen Gnathobdelliden) und *Pseudobranchellion* (vielleicht allen Rhynchobdelliden) ein nicht unwesentlicher Unterschied vorhanden.

Einen Austritt von Neurofibrillen aus den Retinazellen in die Pigmenthülle des Auges und aus den subepidermalen Sinneszellen in das interstitiale Bindegewebe glaube ich hier und da gesehen zu haben. Jedenfalls sind die austretenden Neurofibrillen sehr dünn. Von einem Sammeln der im Neurofibrillengitter netzförmig angeordnet gewesenen Neurotagmen zu parallelen Längsreihen, die in einer austretenden starken Primitivfibrille vereinigt wären, wie das bei den epithelialen

Sinneszellen so außerordentlich deutlich zu sehen ist, kann bei *Hirudo* keine Rede sein.

Demnach kann der ganze Zusammenhang zwischen den Tastkegelchen und den subepidermalen Sinneszellen auch bei *Hirudo* lediglich in nichts Anderem bestehen, als in der Nähe von gewissen subepidermalen Sinneszellen, eventuell Gruppen von solchen zu gewissen epidermalen Sinneszellen.

Die Retinazellen des *Hirudo*-Auges reichen, wie gesagt, ganz bis an die Epidermis; dass aber diese in der Umgebung der Öffnung des Augenbechers, oder geradezu über diesem an epidermalen Sinneszellen nothwendigerweise stets besonders reich wäre, könnte ich nicht sagen. Allerdings giebt es, wenn auch nicht immer genau über dem Auge, so doch in der Nähe der Stelle, wo das Auge an das Epithel stößt, in den meisten Fällen ein größeres Tastkegelchen. Solche giebt es aber in den bekannten charakteristischen Längslinien des Körpers auf dem ersten Ringe von allen Somiten, auch wo keine Augen sind. Der eigentliche Augennerv trennt sich, ebenso wie bei *Pseudobranchellion*, erst unweit vom Auge von dem gemeinsamen Nervenstamm, mit dem er bis dorthin anatomisch vereinigt ist. Er bildet von den zwei Ästen desselben, ausgenommen beim ersten und zweiten Augenpaare, den dünneren. Der andere spaltet sich bald darauf, und ein Zweig von ihm versieht das eventuell über dem Auge befindliche Tastkegelchen, die anderen Zweige andere Tastkegelchen und isolirte Sinneszellen der betreffenden Seite des Somits. Der eigentliche Augennerv enthält nur für die Retinazellen des Auges Primitivfibrillen; ja sogar die meisten um die Mündung des Augenbechers herum in der Nähe der Epidermis liegenden Retinazellen werden nicht von den im Augennerven enthaltenen Primitivfibrillen, auch nicht vom Auge aus innervirt, sondern von Primitivfibrillen, die in dem anderen Aste des gemeinsamen Stammes verlaufen und in den Augenbecher überhaupt nicht eintreten.

Die Primitivfibrillen des Augennerven stellen auch bei *Hirudo* ein stets deutlich unterscheidbares, vom Anfang an isolirtes Bündel im gemeinsamen Nervenstamm dar. Es ist also nicht richtig, epidermale Sinneszellen als integrirende Bestandtheile des *Hirudo*-Auges zu betrachten; es liegt für die Annahme der physiologischen Zusammengehörigkeit einer bestimmten Gruppe von solchen mit der im Pigmentbecher steckenden Gruppe von Retinazellen kein wirklicher Grund vor.

Bevor wir das *Hirudo*-Auge verlassen, muss ich die Thatsache noch besonders betonen, dass jedes Auge von *Hirudo*

(und auch von *Aulastoma*) einen eigenen intraocellären Augenmuskel besitzt. Wir haben es bei der Besprechung der Nervenmuskeln schon kurz erwähnt, dass die sich innerhalb der Neurilemmscheide an die Gruppe von Nervenfasern eng anschmiegende Muskelfaser den Augennerven bis in das Auge hinein begleitet. Der Augennerv behält den weitaus stärksten der Äste, in welche sich die Muskelfaser des Nervenstammes, aus welchem der Augennerv entspringt, bei der Verästelung des Nerven theilt. Aber auch der Muskel des eigentlichen Augennerven spaltet sich in mehrere Schenkel, meist schon bevor der Nerv in das Auge eintritt. Ausgenommen einige kleinere Zweige, tritt der ganze Muskel in das Auge, sich fächerförmig ausbreitend, ein. Die contractilen Primitivfibrillen, in welche er sich dabei spaltet, dringen zwischen den Retinazellen bis an die Pigmentwand, und ein Theil von ihnen erreicht sogar den Rand des Pigmentkelches. Vom intraocellären Augenmuskel ist ein mehr proximaler Theil in Fig. 3 Taf. 30 (*m*) angedeutet, ein etwas mehr distaler, nahe zur ventralen Pigmentwand, in Fig. 6 Taf. 31 abgebildet. Mehrere Muskelzweige schmiegen sich auch von außen dem Auge an, und desshalb kann man auch von extraocellären Augenmuskeln reden. — Schließlich sei noch erwähnt, dass auch die Gliascheide des Augennerven mit in das Auge einzudringen und sich dort zwischen den Retinazellen in Fibrillen aufzulösen scheint.

Die Retinazellen und die subepidermalen Sinneszellen von *Aulastoma* unterscheiden sich von denen von *Hirudo* vielleicht am Wesentlichsten dadurch, dass, obwohl sie selbst kleiner, doch die in sie eindringenden Primitivfibrillen bedeutend dicker, beinahe so dick wie bei *Pseudobranchellion* sind. Auch das Neurofibrillengitter, zu dem sich die meist in radialer Richtung eingedrungene Primitivfibrille ausbreitet, ist viel weniger fein, weniger complicirt als bei *Hirudo*. Die Maschen davon sind größer, demgemäß auch weniger zahlreich, und die Drähte dicker. Der Glaskörper ist noch größer, der vorspringende Somatoplasmahügel viel kleiner. Meist bildet letzterer einen nur wenig vorspringenden, schmalen Wulst. Es kommen hier und da, wie übrigens auch bei *Hirudo*, eigenthümliche Doppelzellen vor, Verwachsungen von je zwei, sehr selten mehr ursprünglich vielleicht getrennten Retinazellen, etwas häufiger von subepidermalen Sinneszellen.

Bei *Aulastoma* ist es mir besonders aufgefallen, wie wellig, gewissermaßen wie mit einer zitternden Hand gezeichnet (indessen nie varicös, mit Verdickungen besetzt) sogar die Drähte des Neuro-

fibrillengitters erscheinen, wenn man sie in Schnitten aus einem stark contrahirten Thiere untersucht. Sie sind dagegen schön glatt bei gestreckten Thieren, so wie ich sie bei *Hirudo* gezeichnet habe.

Die subepidermalen Sinneszellen sind bei *Aulastoma* überhaupt viel spärlicher als bei *Hirudo*. In der Nähe der meisten, ja der größten Tastkegelchen, sogar im Kopfe, giebt es überhaupt keine. Wenn sie nur bei den großen Tastkegelchen des Lippenrandes, bei den eigentlichen LEYDIG'schen becherförmigen Organen fehlten, so könnte man die Ursache davon vielleicht darin suchen, dass diese Tastkegelchen eine andere Function ausüben, als diejenigen, welche sich z. B. am Rücken, in einiger Entfernung vom Mundrande, befinden. Aber sie fehlen ebenso bei sehr vielen, vielleicht der Mehrzahl von den letzteren. Daraus kann man also wohl nur folgern, dass subepidermale Sinneszellen ebenso wenig integrirende Bestandtheile der Tastkegelchen sind, wie die epidermalen Sinneszellen solche des Auges der Hirudineen. Auch in Betreff des letzteren schon an *Hirudo* gewonnenen Schlusses lieferte mir *Aulastoma* besonders beweisende mikroskopische Bilder. An richtig geführten Serienschnitten von verschiedener Richtung kann man sich leicht davon überzeugen, dass die epidermalen Sinneszellen jene Stellen der Epidermis, welche den vom Pigment nicht bedeckten Zellen des Auges am nächsten liegen, eher vermeiden, und Tastkegelchen mehr nur neben der Stelle entwickelt sind, wo die Augenachse die Epidermis trifft. Häufig berühren Gruppen von langgestreckten epidermalen Sinneszellen von außen den Pigmentbecher des Auges; oft ziehen sie allerdings, namentlich bei den letzten zwei Augenpaaren, schräg über die Öffnung des Bechers weg. Nie fällt die Achse des Tastkegelchens mit der Augenachse zusammen, und der Augennerv ist vom Nerv für das Tastkegelchen auch hier stets deutlich getrennt, sie sind bloß eines gemeinsamen Nervenstammes Äste, und auch das nur, weil sie in derselben Region eines Somits liegen.

Die Zahl der Retinazellen ist in den einzelnen Augen bedeutend geringer als in den entsprechenden von *Hirudo*. Auch sind sie weniger dicht gelagert und weichen von der ursprünglichen Kugelform desshalb auch weniger ab. In dieser Beziehung sind sie also von den Retinazellen bei *Pseudobranchellion* noch verschiedener. Im wichtigsten Punkte stehen sie ihnen aber, wie gesagt, näher, darin nämlich, dass mit der abnehmenden Zahl der Retinazellen eine Verstärkung der einzelnen Primitivfibrillen, aber gleichzeitig auch eine geringere Complicirtheit des Neurofibrillengitters Hand in Hand

geht. Wenn bei *Pseudobranchellion* das Neurofibrillengitter doch weniger einfach, etwas maschenreicher ist, so kann das gewissermaßen eine Compensation für die allzu geringe Zahl der Retinazellen sein.

cc. Die freien Verästelungen von leitenden Primitivfibrillen in der Haut.

Bevor wir die sensorischen Primitivfibrillen verlassen, müssen wir noch derjenigen gedenken, welche, wie gesagt, in der Epidermis in ein intercelluläres Geäst übergehen, ohne, wie die bisher besprochenen, erst in eine epitheliale Sinneszelle eingetreten zu sein. In den meisten Fällen passiren diese, wie es ebenfalls schon erwähnt wurde, eine kleine alleinstehende Ganglienzelle im subepidermalen Bindegewebe, bevor sie zwischen die Epithelzellen eindringen.

Diese Art von intercellulärer, sensorischer Endverästelung will ich diesmal mit den Fig. 7, 8 und 13 auf Taf. 29 illustriren. Es wird wohl genügen, diese Figuren etwas zu besprechen. In Fig. 13 ist die kleine Ganglienzelle *gz* bei 1800facher Vergrößerung, wo die *pf 1* hineindringt, bloß angedeutet. Sie füllt den Raum, den sie im Leben wahrscheinlich ganz eingenommen hat, im Präparat nicht mehr aus, sondern es bleibt um sie herum ein kleiner Hohlraum *hr*. Vom Neurofibrillengitter, welches den Kern umgiebt, sind bloß die zwei Schenkel, in welche sich die Primitivfibrille spaltet und die sich hinter dem Kern wieder vereinigen, und eine quere verbindende Neurofibrille differenzirt, möglicherweise überhaupt nicht mehr vorhanden. Ein viel reicheres Neurofibrillengitter befindet sich in der bei bloß etwa 1000facher Vergrößerung gezeichneten, ebenso liegenden Ganglienzelle von Fig. 7. Zu den Neurofibrillen *pf 2* in Fig. 13, *pf* in Fig. 8 und Fig. 7 ist die Ganglienzelle, von der sie kommen, nicht gezeichnet: sie liegt etwas weiter weg von der Epidermis. Bei *pf2* in Fig. 13 und *pf* in Fig. 7 zeichnete ich das Eintreten der Endäste in die Subcuticula nicht, weil die Primitivfibrille vor dem Eintreten in die Subcuticula umbiegt, und ihr weiterer Verlauf sich im optischen Querschnitt zeigt; an *pf* in Fig. 7 sieht man jedoch wenigstens einen in der Schnittebene liegenden, mit der Subcuticula parallelen Seitenast. *pf 1* in derselben Figur ist der stärkere Endast, in Form eines Punktes an der Verzweigungszelle auch im optischen Querschnitt zu sehen; der schwächere Ast dringt radiär in die Subcuticula ein. Von *pf* in Fig. 8 liegen zwei und von *pf 1* in Fig. 13 drei Endäste in der Schnittebene; alle verlieren sich in der Subcuticula, die zwei seitlichen der letzteren Primitivfibrille, nachdem sie sich parallel zur Cuticula umgebogen haben.

Ich habe solche Stellen zur Darstellung gewählt, wo die Verhältnisse möglichst einfach sind, wo in der unmittelbaren Nähe keine epidermalen Sinneszellen liegen, wo also eine Verwechslung dieser Primitivfibrillen, welche von einem sehr dünnen perifibrillären Mantel umhüllt sind, mit Primitivfibrillen in den in ihrem distalen Abschnitt, wie wir wissen, eventuell ebenfalls außerordentlich dünnen Sinneszellen nicht möglich war.

In Betreff des weiteren Schicksals der Endäste in der Subcuticula müssen wir auf das von den Endästen der aus den Sinneszellen herausgetretenen Primitivfibrillen Mitgetheilte verweisen (s. oben pag. 656—657): wahrscheinlich nehmen sie an der Bildung eines leitenden Elementargitters in der Subcuticula Theil. Eine Endigung des Leitenden ist nirgends zu constatiren.

b. Das leitende Element in den Muskelfasern von Pontobdella.

In was für physiologische Beziehungen auch leitende Primitivfibrillen mit was für Zellen immer treten, so geschieht dies bei Hirudineen und *Lumbricus*, und, so weit ich nach meinen bisherigen Erfahrungen urtheilen kann, wahrscheinlich bei allen Thieren in der Weise, dass die leitende Primitivfibrille erstens in die Zelle eindringt und zweitens sich dort verästelt.

Bei den Ganglienzellen, einerlei ob sie sensorisch, motorisch oder bloß übertragend sind, sowohl als auch bei den Sinneszellen, epithelialen und subepithelialen, führt diese Verästelung zur Bildung eines Neurofibrillengitters; und aus dem Neurofibrillengitter treten bei den Ganglienzellen und in noch einfacherer Weise bei den epithelialen Sinneszellen sämmtliche Elementarfibrillen, die an seiner Bildung Theil genommen haben, wieder heraus und verlassen, stets wenigstens zum größten Theil, meist aber alle, auch die Zelle selbst: die leitenden Primitivfibrillen endigen nicht in der Zelle. Bei einem Theile der Ganglienzellen und in den epithelialen Sinneszellen umschließt das Neurofibrillengitter mehr oder weniger eng den Kern.

Bei den Muskelfasern fand ich zwar auch stets ein Eindringen von einer Primitivfibrille oder von mehreren in die Zelle, und die Primitivfibrille verästelt sich dort in einer meist ebenfalls complicirten Weise, aber es kommt nie zur Bildung eines geschlossenen Neurofibrillengitters, in den glatten Muskelfasern überhaupt zu keiner Gitterbildung, sondern die Primitivfibrille spaltet sich bei steter Gabelung in immer dünnere Primitivfibrillen, vielleicht schließlich in

Elementarfibrillen. Diese, sagen wir, Elementarfibrillen bleiben aber nicht in der Muskelzelle, sondern treten aus ihr in irgend einer Weise heraus. Eine Endigung der leitenden Bahn findet also eigentlich auch in der Muskelzelle nicht statt. Dagegen existirt in der Muskelzelle keine innigere Beziehung, wie in den motorischen Ganglienzellen von *Hirudo* und in den epithelialen Sinneszellen, zwischen Kern und Leitungswegen. Leitende Anastomosen zwischen den Muskelfasern sind viel häufiger und leichter nachweisbar als zwischen den bisher betrachteten Zellen.

Bei allen untersuchten Thieren (*Ascaris*, *Lumbricus*, Hirudineen, *Anodonta* und *Unio*, *Rana* und *Triton*) geschieht die Innervirung der glatten Muskelfasern in einer im Wesentlichen ganz gleichen Weise; aber nirgends fand ich die Verhältnisse zur Demonstration davon so günstig wie bei *Pontobdella*. Auch *Ascaris* ist in mancher Beziehung, namentlich wegen ihrer verhältnismäßig dicken contractilen Leisten, der großen Entfernung der Leisten von einander in der Rindensubstanz und auch wegen der starken Entwicklung der Medullarsubstanz der Faser ein sehr geeignetes Object. Die Anordnung des leitenden Elementes in der *Ascaris*-Muskelfaser habe ich indessen bereits wiederholt genau beschrieben[1], und so will ich mich diesmal auf *Pontobdella* beschränken, um so mehr, als auch die Innervirung der quergestreiften Muskelfasern der Wirbelthiere leicht und ungezwungen auf den gleich zu beschreibenden Typus bei *Pontobdella* zurückgeführt werden kann, wie ich es in der nächsten Mittheilung zu zeigen beabsichtige. Diesmal bin ich, wegen des so schon zu großen Umfanges dieser Mittheilung, gezwungen, mich vergleichender Betrachtungen mit Wirbelthieren zu enthalten.

Die Goldchloridtinction, und zwar sowohl die alte, die Vorvergoldung, als besonders die von mir eingeführte Methode der Nachvergoldung, leistet bei der Untersuchung der Innervirung der Muskelfasern auch nach meinen Erfahrungen weitaus die besten Dienste. Um nun zu zeigen, in wie überraschender Weise unser Einblick in das Wesentlichste bei der Innervirung durch die bei meinem Verfahren gegebene Möglichkeit, die leitenden Primitivfibrillen selbst in den Nervenbahnen zu differenziren, gefördert wird, will ich die innervirte Muskelfaser dem Leser erst nach der gewöhnlichen

[1] Über die Muskelfasern von *Ascaris*, nebst Bemerkungen über die von *Lumbricus* und *Hirudo*. in: Zeit. Wiss. Mikr. 10. Bd. 1893 pag. 36—73 Taf. 3 und pag. 319—361. — Das leitende Element in den Muskelfasern von *Ascaris*. in: Arch. Mikr. Anat. 43. Bd. 1894 pag. 886—911 Taf. 36.

Vergoldung (Vorvergolden ohne Differenzirung des eigentlich Leitenden) und dann nach meinem Verfahren (Nachvergoldung mit differenzirten leitenden Primitivfibrillen) vorführen. Fig. 1 und 2 Taf. 32 stellt sie im ersteren, Fig. 3 im letzteren Falle dar.

Ich muss den Leser zunächst daran erinnern, dass die Muskelzellen (stets einzellige Muskelspindeln, nach der von mir gebrauchten Bezeichnung) der Hirudineen meist sehr langgezogene, oft auch sehr abgeplattete Schläuche sind mit mehr oder weniger weitem Lumen und mehr oder weniger dicker Wand. Das Lumen des Schlauches ist von dem eigentlichen Somatoplasma der Muskelzelle (Medullarsubstanz) erfüllt, und die Wand von der contractilen Substanz (Corticalsubstanz) gebildet. Das Somatoplasma ist ein durch Zellsaft sehr gelockertes alveolares Protoplasma. Der Kern liegt meist in der Mitte der Faser; er ist bei *Pontobdella* groß und chromatinarm. Ein dichteres, körnigeres und stärker tingirbares Somatoplasma umgiebt ihn und dehnt sich an seinen beiden Polen bis in eine gewisse Entfernung vom Kerne in die Länge. Die contractile Substanz besteht aus den homogenen, stark und einachsig doppelbrechenden contractilen Leisten (die längere Achse des Elasticitäts-Ellipsoids parallel der Muskelfaser), die ich als in radiären Reihen dicht angeordnete contractile Primitivfibrillen erkannt habe. Mit den contractilen Leisten alterniren radiäre Zwischenleisten aus Interfibrillärsubstanz. Bei Vergoldung der frischen Muskelfaser tingiren sich die contractilen Leisten sehr wenig, oft gar nicht: sie erhalten höchstens einen blassen, rosarothen Farbenton; die Zwischenleisten werden dagegen kirschroth, mehr oder weniger fein gekörnt, immer viel dunkler, als die contractilen Leisten. Noch dunkler wird das Somatoplasma und grobgekörnt. Der Kern färbt sich in der Regel nicht mit, oder nur sehr wenig. Diese Tinctionsverhältnisse sind in zwei Muskelfasern in Fig. 1 Taf. 32 am Querschnitt wiedergegeben. Von den übrigen Muskelfasern sind hier, ebenso wie in Fig. 2 bloß die Contouren genau eingezeichnet. In Betreff der Structur sind nur die helle, contractile Rinde *cs* und die dunkle Medullarsubstanz *mpl* (Medullarplasma) unterschieden (*q.long.m* sind die quer getroffenen Fasern der Längsmuskelschicht, *s.diag.m* die schräg getroffenen der diagonalen Schichten und *l.circ.m* die längs getroffenen der circulären). Die inverse Färbung bekommt man, wenn man die Muskelfasern nach der Fixirung (z. B. in Sublimat, Sublimatalkohol etc.) in den Schnitten vergoldet: die contractilen Leisten sind die dunkelsten, die Zwischenleisten sind die hellsten Bestandtheile des Bildes, erstere

intensiv kirschroth, letztere beinahe ganz farblos. Das Somatoplasma ist hell rosaroth, stets viel heller als die Rinde im Ganzen; der Kern ist stark gefärbt, wie sich ein so wasserreicher Kern nur färben kann. Desshalb habe ich die contractilen Leisten, wo Muskelfasern in den weiter oben besprochenen anderen Figuren nur angedeutet sind, dunkel gezeichnet (u. A. in Fig. 3 u. 7 Taf. 23, Fig. 3 Taf. 30, Fig. 6 Taf. 31).

Die Muskelfasern der Hirudineen sind an ihren Enden zum Theil in der Regel unverästelt: so die longitudinalen, diagonalen und circulären Fasern des Hautmuskelschlauches, welche in eine feine, lange Spitze ausgezogen endigen, und in welchen das Medullarplasma schon vor dem Ende der Faser aufhören kann. Unverästelt sind auch gewisse kurze Muskelfasern, namentlich die Homologa der eben erwähnten in der Haftscheibe und im Saugnapf; diese sind aber an beiden Enden kaum verjüngt, sondern abgestumpft oder schräg abgeschnitten; in ihnen geht das Medullarplasma bis zum Ende der Faser. Andere Muskelfasrn esind in der Regel an beiden Enden stark verästelt: so die dorsoventralen und die Fasern der beiden Muskelschichten in der Darmwand.

Die parallel neben einander verlaufenden Muskelfasern sind nicht nur mit ihren unmittelbaren Nachbarn, sondern auch mit entfernteren durch mehr oder weniger feine Querbrücken verbunden, die im letzteren Fall von einer Muskelfaser bis zur anderen mehrere dazwischen liegende kreuzen, gelegentlich aber auch an diese feine Ästchen abgeben.

Besonders schön sind diese Verbindungen in der Darmwand von *Pontobdella* zu sehen, von welcher wir bereits mitgetheilt haben, dass sie sich mit Leichtigkeit in der ganzen Ausdehnung des Mittelkörpers lospräpariren und, wenn nöthig, auch vom Epithel befreien lässt. Sie bildet, wenn man sie aus einem mit Blut vollgesogenen und auf das physiologische Maximum gestreckten Thiere nimmt, sogar sammt Epithel eine so dünne Membran, dass man mit den stärksten Vergrößerungen zu allen ihren Schichten hinzukann. Auf das Epithel folgen, wie ebenfalls schon erwähnt, nach einer Bindegewebsschicht, welche u. A. ein reiches Capillarnetz führt, erst die longitudinalen Muskelfasern in regelmäßigen Abständen im Ganzen und Großen parallel mit einander in einer Lage; darauf folgen die breiteren circulären Muskelfasern ebenso. Das oben beschriebene Netzwerk von Nervenfasern, welches größtentheils zwischen den beiden Muskelschichten liegt, und die zweierlei Muskelfasern bilden zusammen ein

merkwürdiges contractiles und leitendes Gewebe vom größten Interesse und von günstigster Beschaffenheit für die Untersuchung. Wenn man solche Membranen sowohl frisch, als auch nach Sublimatfixirung vergoldet und sie in concentrirtes Glycerin, oder in mancher Hinsicht noch besser in meinen Gummisyrup einschließt, so bekommt man absolut haltbare mikroskopische Bilder von der größten Klarheit und Eleganz, welche nicht nur in Betreff des Zusammenhanges und des Verlaufes der Elemente, sondern auch in Betreff ihrer feinsten histologischen Beschaffenheit so viel zeigen, wie man an Schnittpräparaten kaum je herausbekommen könnte.

Die Längsmuskelfasern der Darmwand sind bis zu 5 mm lang und 50 μ breit, kaum $^1/_5$ so dick wie breit, ausgenommen in der Mitte, wo der Kern liegt und sie etwas dicker sind; die Quermuskelfasern sind bis zu 8 mm lang, 100 μ breit und verhältnismäßig eben so dünn, wie die Längsmuskelfasern. Jede Muskelfaser kann also bei der sehr durchsichtigen Färbung, die ihnen vom Goldchlorid gegeben wird, in ihrer ganzen Dicke leicht durchforscht werden, sogar mit den allerstärksten Ölimmersionssystemen, was ich zu betonen nicht versäumen wollte.

Die queren oder schrägen dünnen Verbindungsbrücken, die Muskelbrücken, geben Paaren der neben einander bis zu $^1/_5$ mm weit liegenden Quermuskelfasern und der von einander bis zu $^1/_{10}$ mm entfernten Längsmuskelfasern ein strickleiterförmiges Aussehen. Schräge Brücken verbinden auch Längsmuskelfasern mit Querfasern. Jede Muskelfaser spaltet sich, indem sie sich gegen ihr Ende allmählich verjüngt, wiederholt in mehrere Endäste; diese verschmelzen entweder mit ebensolchen Endästen von anderen Muskelfasern, denen sie begegnen, oder sie gestalten sich zu schrägen Seitenästen der letzteren. Manche Äste werden äußerst dünn, kreuzen mehrere Fasern und sehr oft verlaufen sie lange Strecken hart an anderen Fasern, bis sie sich schließlich noch einmal spalten, und die Zweige in die nächstliegenden oder in entferntere Muskelfasern eindringen.

Solche sehr verjüngten Muskeläste verschmelzen aber gewöhnlich auch mit dünnen Nervenästen, welche aus dem intermuskulären Nervengitter der Darmwand heraustreten, und es ist meist gar nicht möglich, anatomisch zu unterscheiden, wo der Muskel aufhört und der Nerv anfängt. Natürlich handelt es sich in der That bloß um eine eigenthümliche Art von Innervirung, wo der Nervenzweig auf dem durch den Muskelast vorgezeichneten Wege in die Faser eindringt, wie man sich davon nach Differenzirung der betreffenden

leitenden Primitivfibrille im Nervenzweig überzeugen kann. In solchen Präparaten überzeugt man sich aber auch davon, dass die Querbrücken nicht alle aus contractiler Substanz bestehen. Ein Theil von ihnen entspricht je einer contractilen Primitivfibrille, ein anderer je einer sehr dünnen leitenden Primitivfibrille, vom perifibrillären Mantel umgeben; endlich giebt es auch Querbrücken, welche aus contractilen und leitenden Primitivfibrillen bestehen.

Die Innervirung der Muskelfasern der Darmwand geschieht, wenn wir vorläufig von dem nur nach Differenzirung der leitenden Primitivfibrillen sichtbaren Vorgang im Inneren der Faser absehen, in der Weise, dass ein dünner Nervenzweig, sich entweder bis zur Berührung seitlich an sie schmiegend oder in ganz geringer Entfernung von ihr, eine Strecke lang mit der Muskelfaser parallel läuft, dann ein Seitenästchen, welches in die Muskelfaser eindringt, abgiebt und eventuell in derselben Richtung weiter zieht, um bald schräg die Faser zu durchkreuzen und sich in derselben Weise an die benachbarte Faser zu schmiegen und sowohl für diese, als auch für noch mehrere andere je ein Ästchen eben so abzugeben.

Ähnlich ist das äußere Bild der Innervirung der Muskelfasern des Hautmuskelschlauches. Was man davon an Goldchloridpräparaten ohne Differenzirung des Leitenden sehen kann, ist in Fig. 1 und 2 Taf. 32 dargestellt: erstere zeigt die Innervirung der Längsfasern, letztere, an einer anderen Stelle desselben Querschnittes vom Vorderkörper einer kleineren *Pontobdella*, die Innervirung der diagonalen und circulären Fasern. Das Thier wurde in toto frisch vergoldet, in Celloidin eingebettet, und der Vorderkörper in eine Serie von 15 μ dicken transversalen Schnitten zerlegt.

Fig. 1 zeigt, wie ein zwischen der longitudinalen und der diagonalen Muskelschicht in lateraler Richtung (— die gezeichnete Stelle ist eine mediane dorsale Partie —) verlaufender Nerv (*mm*: Muskelnerv) mehrere Seitenäste nach innen abgiebt. Diese Äste geben wieder Seitenäste ab, und zwar wiederholt, an zwei Stellen sogar gleichzeitig nach beiden Seiten. Solche Seitenäste zweiter Ordnung dringen in die longitudinalen Muskelfasern, die hier durch ihre Querschnitte vertreten sind, ein. Der eingetretene Nerv scheint sich in der contractilen Rinde kolbenförmig zu verdicken und damit zu endigen. Die Verdickung dringt also nicht bis zum Medullarplasma vor, sondern bleibt, radiär stehend, in der contractilen Rinde. Das Bild der längsgetroffenen Muskelfasern *l.circ.m* in Fig. 2 beweist, dass die kolbenförmige Verdickung das Querschnittbild einer

longitudinalen Leiste oder eines Wulstes ist, welcher von der Oberfläche der Muskelfaser in radiärer Richtung in die contractile Substanz hineinragt. Die Länge des Wulstes ist schwer genau zu bestimmen, da er sich an seinen beiden Enden allmählich verliert: 60—80 μ lang sah ich ihn oft deutlich. Seine maximale Höhe besitzt er in der Mitte, dort, wo der Nerv in ihn übergeht; auch diese ist aber, wie schon Fig. 1 zeigt, verschieden. Dieses scheinbare Endgebilde des in die Muskelfaser eingedrungenen Nerven, welches man nach unseren bisherigen Kenntnissen auch in der That schlechthin als die »motorische Nervenendigung« bei Hirudineen hätte bezeichnen können, besteht aus einer auffallend dunkel tingirten, bald mehr grobkörnigen, bald mehr homogenen Substanz, welche wie eine directe, nur etwas dunklere und etwas mehr körnige Fortsetzung der Substanz des innervirenden Nervenastes aussieht. Von der Existenz der leitenden Primitivfibrillen sieht man nämlich bei dieser Vorvergoldung höchstens eine vage Andeutung, eine verschwommene Längsstreifung besonders an den dickeren Nerven. Im Allgemeinen haben hier die Nerven das Aussehen des Wirbelthier-Achsencylinders in den üblichen Goldchloridpräparaten für die Untersuchung der Nervenendigungen: sie sind mehr oder weniger dunkel rothviolett.

Fig. 2 ist eine besonders lehrreiche Stelle des Präparates: sie beweist, dass die beiden diagonalen Muskelschichten und die circuläre Schicht durch successive abgegebene Seitenäste gemeinsamer Nerven, ja wahrscheinlich Nervenfasern, innervirt werden. Ein solcher, radiär gegen die Peripherie gerichteter kleiner Nerv giebt innerhalb der Schnittdicke — denn es wurde sowohl hier, als auch in Fig. 1 nur so viel gezeichnet, als in jenem einen Schnitte vorhanden war, nichts wurde, um die Beweiskraft des Bildes nicht zu beeinträchtigen, durch Zuhilfenahme der benachbarten Schnitte ergänzt — 12 Äste ab, und zwar meist nach einander, aber einige auch gleichzeitig, in gleicher Höhe. Die Äste sind in ihrer Reihenfolge numerirt, und man sieht, dass jeder in die nächstliegende Muskelfaser eindringt. Die Äste 5 und 9 sind bald nach ihrem Ursprunge abgeschnitten; die Fasern, die sie innerviren, sind nicht im Schnitte. Bei dem Sternchen ist der schon sehr dünn gewordene Stamm ebenfalls durchgeschnitten. Die letzten Äste im Schnitt 11 und 12 sind auffällig dünn, 12 auch äußerst lang zu verfolgen, ohne dass er in eine Muskelfaser eintreten würde.

Die Muskelfasern werden nicht nur von verschiedener Seite, sondern auch in sehr verschiedener Höhe innervirt, wie man schon

aus den Schnitten nach den verschieden großen Durchmessern der Stellen, wo der Nerv eintritt, folgern kann, wenn man in Betracht zieht, dass die einzelnen Fasern derselben Schicht unter einander ziemlich gleich stark sind und sich gegen ihre beiden Enden in ziemlich gleicher Weise verjüngen. Ein Querschnitt von geringerem Durchmesser zeigt, dass die Faser weiter vom Kern durchschnitten wurde, als die Faser mit größerem Querschnitt in derselben Lage. Von den 15 Muskelfasern, deren Innervirung an den gezeichneten zwei Stellen in der Schnittdicke stattfindet, hat nur eine ihren Kern (Faser *h* in Fig. 2 Taf. 32) in der Höhe der Eintrittstelle des Nerven. Die Innervirung braucht also keineswegs in der Nähe des Kernes zu geschehen.

Manche Muskelfasern, vielleicht alle, die über ein gewisses Maß lang sind, erhalten mehrere Nerven. Von denen der Darmwand weiß ich es sicher; die Längsfasern des Hautmuskelschlauches sind aber noch viel länger, als die Darmmuskelfasern, nämlich meist so lang, wie das ganze betreffende Somit, können also gelegentlich eine Länge von über 15 mm erreichen. Auch kann eine und dieselbe Muskelfaser in verschiedener Höhe Äste von Nerven, die sogar aus Ganglien von verschiedenen Somiten entspringen, empfangen. In Fig. 1 Taf. 32 erhält die eine der ausgeführten Muskelfasern *m*(*b*) am selben Querschnitt zwei Nervenzweige, die von verschiedenen Ästen eines Nerven abgegeben werden.

Von Verbindungsbrücken sieht man in den dargestellten Partien nur eine in Fig. 1, zwischen der Muskelfaser *m*(*a*) und der nächstliegenden. Es könnte kaum deutlicher sein, dass sie keine contractile, auch keine protoplasmatische, sondern eine leitende Verbindung ist. Hätte die Tinction die leitenden Primitivfibrillen differenzirt, so würde man in der Brücke *vne* eine äußerst feine, wahrscheinlich stark wellige schwarze Primitivfibrille wahrnehmen können, welche von blass violetter Perifibrillärsubstanz umhüllt ist. Und in der That liegen solche Bilder in meinen Serien mit nachträglicher Vergoldung von *Hirudo* vor mir.

Dies führt uns aber schon zu den intimeren Beziehungen zwischen Nerv und Muskelfaser, welche meine Goldchloridmethode enthüllt.

Zunächst muss ich betonen, dass an jeder Stelle, wo wir das Eindringen eines Nervenästchens in die Muskelfaser schon nach der obigen Methode gesehen haben, stets nur je eine leitende Primitivfibrille in die Zelle eintritt. Indessen geschieht dies, wie bewiesen wurde, bei

einer und derselben Muskelzelle an verschiedenen Stellen wiederholt. Allerdings kann die eintretende Primitivfibrille von sehr verschiedener Dicke sein. Manchmal entspricht sie mit ihrer Umhüllung (mit dem farblosen perifibrillären Mantel und — bei *Hirudo* — der Gliascheide) einer noch unverästelten motorischen Nervenfaser, wie wir sie in den Nerven schon kennen gelernt haben. Ein anderes Mal, besonders charakteristisch in der Darmwand, verästelt sich die starke Primitivfibrille vorher, nicht selten mehrere Male, und in die Muskelfaser dringt nur je ein Zweig hinein, und zwar pflegen die Äste derselben Primitivfibrille nicht an verschiedenen Stellen in dieselbe Muskelzelle, sondern in verschiedene Zellen einzutreten. Die Spaltung der motorischen Primitivfibrille kann schon im Nerv, bevor die Faser ihn verlassen hat, geschehen; in der Regel enthält aber die herausgetretene motorische Faser die noch einheitliche motorische Primitivfibrille, welche sich erst nachher verästelt. Übrigens scheinen auch in solchen Fällen, wo die Primitivfibrille der noch unverästelten motorischen Faser ganz in eine Muskelzelle eindringt, nicht sämmtliche Elementarfibrillen, die in der eingedrungenen Primitivfibrille enthalten sind, für jene eine Muskelzelle zu dienen; denn einer oder mehrerer von den Ästen, in welche sich die Primitivfibrille in der Muskelzelle immer spaltet, treten ohne reichlichere weitere Verästelung früher oder später aus der Muskelzelle wieder heraus und in eine andere, benachbarte oder entferntere Muskelzelle ein. Es handelt sich also bloß darum, dass der betreffende Ast der motorischen Primitivfibrille nicht außerhalb, sondern in einer Muskelfaser abgegeben wird und seinen Weg nicht zwischen den Muskelfasern, sondern durch eine, vielleicht mehrere solche zu derjenigen, für welche sie eigentlich bestimmt ist, einschlägt. Das allgemein Gültige bei allen diesen Möglichkeiten ist also, dass die starke Primitivfibrille der motorischen Nervenfasern mehrere Primitivfibrillen in sich vereinigt, die zur Innervirung von verschiedenen Muskelzellen dienen. Auch in dieser Beziehung entspricht sie also vollkommen dem motorischen Achsencylinder der Wirbelthiernerven.

Was nun das Weitere bei der intramuskulären Verästelung der innervirenden Primitivfibrille betrifft, so spaltet sich letztere dichotomisch oder trichotomisch öfter nach einander, meistentheils in Endäste, und zwar in der Weise, dass die Äste mit der Strecke der Neurofibrille, aus welcher sie entstehen, meist einen rechten Winkel bilden. Aus querverlaufenden Strecken entspringen meist zwei longitudinale Äste, die in einer Linie entgegengesetzt verlaufen, oder

zwei longitudinale und ein querer ebenfalls senkrecht auf den gemeinsamen Stamm. Der longitudinale Ast biegt sich meist rechtwinkelig quer um und giebt dann selbst wieder zwei longitudinale Zweige oder auch noch einen queren und so weiter, bis die resultirenden Primitivfibrillen so dünn werden, dass sie vielleicht schon Elementarfibrillen entsprechen; aber sie endigen auch dann noch nicht, sondern entziehen sich aus bloß technischen Gründen der weiteren Beobachtung. Sämmtliche longitudinale Strecken der Äste liegen zwischen je zwei contractilen Leisten, in der Zwischenleiste; kurze quere Strecken liegen ebendort und sind stets radiär, nie durchbohren sie die contractilen Leisten. Längere quere oder schräge Strecken durchsetzen das Medullarplasma, aber zur weiteren Verzweigung von ihnen kommt es in der Regel erst, wenn sie wieder eine Zwischenleiste der betreffenden anderen Seite der Muskelfaser erreicht haben. Anastomosen zwischen den Ästen der innervirenden Primitivfibrille habe ich bei *Pontobdella* und bei anderen Hirudineen nicht gesehen; wahrscheinlich kommen solche in glatten Muskelfasern überhaupt nicht vor.

Die geschilderte Verästelung der innervirenden Primitivfibrille dehnt sich auf sehr lange Abschnitte der Muskelfaser aus, bis auf Millimeter in beiden Richtungen. Der Längswulst beim Eintritt der Primitivfibrille beschützt bloß so zu sagen die ersten Schritte ihrer Laufbahn im Muskel: eine longitudinale, noch unverästelte Strecke oder die ersten, in entgegengesetzter Richtung verlaufenden Hauptäste; die eigentliche, reichlichere Verästelung beginnt erst außerhalb des Wulstes.

Woraus besteht nun dieser Wulst außer der eingedrungenen Primitivfibrille und ihren ersten Ästen? Die Perifibrillärsubstanz hat an seiner Bildung nur einen geringen Antheil, indem sie nicht weit von der Oberfläche mit in den Wulst eindringt, sondern sich darin bald verliert. Der Hauptmasse nach besteht er aus Somatoplasma, und zwar aus einem besonders dichten, feinkörnigen und stark tingirbaren. Er hängt durch feine Protoplasmabrücken, die sich zwischen die contractilen Leisten schieben, an mehreren Stellen mit dem Medullarplasma zusammen.

Ich habe es betont, dass die schon sehr dünn gewordenen intramuskulären Zweige der innervirenden Primitivfibrille sich desshalb unserer weiteren Beobachtung entziehen, weil sie, wenn sie auch trotz ihrer Dünne an und für sich noch verfolgbar wären, unter ungünstigen Verhältnissen ihren Weg fortsetzen, oder, wenn es sich um ihre Verfolgung an Schnitten handelt, durchgeschnitten wurden,

und ihre Fortsetzung im folgenden Schnitt nicht aufgefunden werden kann. Doch sah ich oft, dass solche dünnste Neurofibrillen aus der Muskelzelle heraustreten. Von den dickeren Ästen erwähnte ich schon, dass sie oft in eine andere Muskelfaser hinübergehen; diese dünnsten scheinen in dem intermuskulären Bindegewebe, beziehungsweise in der interstitialen Grundsubstanz zu bleiben und sich dort zu verästeln. Es kommt mir am wahrscheinlichsten vor, dass sie mit anderen ähnlichen ein intermuskuläres Elementargitter bilden.

Alle diese Verhältnisse sind in Folge der großen Ausdehnung des innervirenden Geästes an Schnitten sehr schwer darzustellen, obwohl man die auf- und absteigenden Neurofibrillen als Punkte, und ihre in der Schnittebene liegenden Strecken als Linien, auch in diesen gut erkennen kann. Ein oder zwei Schnitte, die ich hier noch abbilden könnte, würden nothwendigerweise nur einen kleinen Theil des Geästes enthalten, und nach solchen Bruchstücken, die ich nicht selbst zu einem zusammenhängenden Ganzen reconstruiren will, könnte sich der Leser nur einen unvollkommenen Begriff von der Innervirung des Muskels machen. Desshalb wählte ich eine Quermuskelfaser der Darmwand zur Abbildung, welche in der dünnen Membran, die die Muskelschicht bildet, das innervirende Geäst in einem Stück verfolgen lässt.

Die Darmwand von *Pontobdella*, welche für Fig. 3 Taf. 32 als Substrat diente, wurde zwar in frischem Zustande, aber so vergoldet, dass sich sogar die allerdünnsten Neurofibrillen in ihr schwarz gefärbt und äußerst scharf differenzirt haben. Das Präparat trägt trotzdem ganz den Charakter der frischen Vergoldung, der Vorvergoldung: die Zellkerne sind ungefärbt, das Somatoplasma der verschiedenen Zellen mehr oder weniger hell kirschroth, das der Muskelfasern besonders hell, die contractilen Leisten sind kaum merklich, die Zwischenleisten etwas stärker, aber nicht so tingirt, dass sie die in ihnen verlaufenden dünnen Neurofibrillen verdecken würden.

Von der Muskelfaser *m* selbst sind nur die Contouren eines so großen Stückes, wie ich bei einer 500fachen Vergrößerung auf das Zeichenfeld des Abbe'schen Apparates bekommen konnte, gezeichnet; schon die Andeutung der etwas dunkleren parallelen Längslinien, die die Zwischenleisten im optischen Längsschnitt bedeuten, hätte das ganz genaue Hineinzeichnen von sämmtlichen verfolgbaren Verästelungen der leitenden Primitivfibrille *pf* erschwert, und ohne diese wäre der eigentliche Zweck des Bildes nicht erreicht. Verfolgt wurde die Fibrille bei einer 500fachen Vergrößerung (Apochromat 2 mm, Apertur 1,40

von Reichert, mit Compensationsocular 4), aber jede Stelle wurde nachträglich noch bei einer 1500fachen Vergrößerung controllirt, und die Fibrillen so stark ausgezogen, wie sie bei einer solchen Vergrößerung aussehen.

Die Primitivfibrille *pf* kreuzt die Muskelfaser *m* von *a* bis *b* in schräger Richtung und liegt hier im Präparate über ihr. Von *c* angefangen ist es schon deutlich, dass sich die Primitivfibrille in zwei gespalten hat. Diese, 1 und 2, erreichen bei *b* die Seitenfläche der Faser. 1 geht dort weiter, giebt das Ästchen 3 für die Muskelfaser ab, zieht weiter (4) und dringt bei *e* selbst ein: ein Verhalten, welches im Hautmuskelschlauch nur höchst selten vorkommt. 2 spaltet sich bei *d* ebenfalls in zwei Äste, 5 und 6. 6 bleibt noch länger an der Oberfläche und erfährt mit dieser eine Einknickung. Das weitere Schicksal habe ich bloß von 5 dargestellt. Er dringt quer in das Somatoplasma ein, erreicht die untere contractile Wand der Faser und spaltet sich in drei Zweige, 7, 8, 9. 9 tritt aus der unteren Wand bald heraus und erreicht in schräg longitudinaler Richtung die oberen contractilen Leisten; bei *y* ist er ganz nahe zur oberen Fläche der Faser; dort giebt er successive mehrere longitudinale Zweige ab, welche bei *z* in der betreffenden Zwischenleiste noch weit zu verfolgen sind, aber nicht mehr in das Zeichenfeld hinein gingen. Ast 7 senkt seine longitudinalen Zweige in die Zwischenleisten der unteren Muskelschlauchwand. *u* ist der optische Querschnitt eines Zweiges, welcher sich nach oben, gegen das Medullarplasma richtet; u_1 sind Querschnitte von dünnsten Neurofibrillen, die nach unten die Muskelfaser verlassen. Und so haben wir Neurofibrillen, als Äste der eindringenden Primitivfibrille, in der ganzen Dicke der Muskelfaser verfolgt.

Nach dem Mitgetheilten ist es wohl klar, dass es auch bei Hirudineen ein wichtiges Moment für die Innervirung der Muskelfasern ist, dass das leitende Element seine hauptsächlichste Ausbreitung in der contractilen Rinde, zwischen den contractilen Elementen, parallel mit diesen erfährt. Der Vermittler des Nervenreizes scheint die Substanz der Zwischenleisten zu sein. Genau dieselben Verhältnisse habe ich bereits vor längerer Zeit bei *Ascaris* (l. c.) nachgewiesen und gedenke sie nächstens auch bei Wirbelthieren darzuthun.

c. Das leitende Element in den Flimmerzellen.

Eine gewisse, wie ich glaube, principielle Übereinstimmung besteht in der Anordnung der leitenden Elemente im Somatoplasma zwischen Flimmerzellen und Muskelzellen. Ich kann nämlich die Structurelemente, die ich im Folgenden in den Flimmerzellen noch kurz schildern möchte, nicht gut für Anderes, als für Neurofibrillen halten. In den bisher betrachteten Fällen konnte es keinem Zweifel unterliegen, dass die Gebilde in den Zellen, die wir als solche behandelten, wirklich Neurofibrillen, wirklich das Leitende sind, weil wir das Eindringen der leitenden Primitivfibrille, die sich in jene Gebilde durch unmittelbare Verästelung umgestaltet, direct nachweisen, vom Nerv, ja von der Ganglienzelle her verfolgen konnten. Das Eindringen von leitenden Primitivfibrillen in die Flimmerzellen nachzuweisen, ist mit großen Schwierigkeiten verbunden, die ich bis jetzt noch nicht in befriedigender Weise überwinden konnte.

In dieser Richtung habe ich besonders die Flimmerzellen des Darmes und der Excretionsorgane bei *Lumbricus* und die verschiedenen Flimmerepithelien von *Anodonta* und *Unio* untersucht. So viel habe ich überall gesehen, dass leitende Primitivfibrillen in das Flimmerepithel eindringen; ich konnte aber nicht sehen, dass sie direct in die Zellen eindringen. Sie blieben, so weit ich sie zu verfolgen vermochte, zwischen den Zellen und verästelten sich dort. Mir scheint, dass sie ein intercelluläres, intraepitheliales Neurofibrillengitter bilden, und aus diesem stammen die fraglichen Gebilde, welche in der Zelle mit einer um so größeren Deutlichkeit zu sehen sind, und welche ich für ein System von intracellulären Neurofibrillen halten zu können glaube.

Am allerklarsten liegen die Verhältnisse in den großen, hohen Flimmerzellen des Mitteldarmes von *Anodonta* und *Unio*. Auf diese will ich mich gegenwärtig beschränken.

Die feinere Beschaffenheit dieser Flimmerzellen hat seiner Zeit Engelmann in mustergültiger Weise beschrieben. Meine Untersuchungen über diesen Gegenstand, die ich auch schon vor langer Zeit veröffentlichte[1], haben seine Befunde in den meisten Punkten

---

[1] Tanúlmány a Najadeák Szövettanáról. — Értekezések a Természettudományok köréből, kiadja a M. T. Akademia. XVI köt. VIII f. 1884 121 pp. 102 fig. (Ungarisch.) Studien über die Histologie der Najaden. (Ein Auszug der vorigen Arbeit.) in: Biol. Centralbl. 7. Bd. 1887 pag. 621—630.

bestätigt und in einigen vielleicht ergänzt. Meine Methode der Vergoldung der Schnitte ergiebt nun auch in Betreff der Flimmerzellen mikroskopische Bilder, welche die bisher möglichen an Deutlichkeit weit übertreffen und färberische Differenzirungen zeigen, die mich veranlassen, bereits bekannte Bestandtheile der Flimmerzelle in der folgenden neuen Weise aufzufassen.

Schon Engelmann zeigte, dass sich die Cilien von gewissen Zellen der Darmwand unseres Objectes nicht einfach eine kurze Strecke weit in die Zelle hinein fortsetzen, um sich dann im Somatoplasma allmählich zu verlieren, sondern dass diese vermeintlichen intracellulären Fortsätze, Wurzeln, der Cilien konisch convergiren und sich zu einem Faden vereinigen, welcher in der Zellachse gelegentlich bis über den Kern proximad hinwegzieht.

Meine Goldchloridpräparate zeigen nun diesen Faden mit einer außerordentlichen Schärfe, sie zeigen, wie er sich pinselförmig in eine Anzahl von feineren, aber doch einzeln verfolgbaren Fibrillen spaltet, die sich an die Füße der Cilien begeben; sie zeigen aber auch mit einer eben solchen Deutlichkeit, dass diese Fibrillen nicht die intracellulären Wurzeln der Cilien, nicht die Fortsetzung der Substanz der Cilien sein können, denn sie sind von den Cilien, wie sie sich außerhalb der Zelle zeigen, tinctoriell und auch sonst in optischer Hinsicht gänzlich verschieden. Die Cilien mögen auch in diesen Zellen mit Fibrillenpinsel eine intracelluläre Fortsetzung, eine Wurzel besitzen, aber die Fibrillen dieses Pinsels bestehen sicher nicht aus der Substanz, aus der die contractile Cilie besteht. Jede Cilie kann als eine contractile Primitivfibrille aufgefasst werden; aber die Fibrillen des fraglichen Pinsels sind keine contractilen, keine Myofibrillen. Wenn die Substanz der Cilie, die Myofibrille, auch hier eine intracelluläre Fortsetzung besitzt, was ich trotz genauer Betrachtung meiner Präparate nicht für ausgeschlossen halte — eine Gewissheit über diesen Punkt ist sehr schwer zu erreichen — so können diese sich intracellulär fortsetzenden Cilien-Myofibrillen mit den Fibrillen jenes Pinsels nur alterniren. Letztere will ich schon jetzt Neurofibrillen nennen; meine Gründe dafür folgen im Weiteren. Dass also die Neurofibrillen in dem distalen Drittel der Flimmerzellen mit Myofibrillen alterniren, dafür scheint die ganze Anordnung und die Richtung der ersteren zu sprechen.

In Fig. 7 Taf. 26 habe ich einen Theil des Flimmerepithels vom *Anodonta*-Darm gezeichnet, und zwar des Epithels über der Typhlosolis, der Darmleiste, d. h. an der convexen Seite des durch den Vor-

sprung der Darmleiste halbmondförmig gewordenen Darmlumens. Die Vergrößerung ist eine 1500fache. Von den Zellen selbst, die mit ihrer Längsachse meist genau in der Schnittebene direct auf der Grundgallerte der Darmleiste stehen und durch keine besondere Basalmembran vom darunter liegenden Gewebe getrennt sind, sowohl als auch von den Kernen wurden bloß die Contouren, diese aber mit dem Zeichenapparat, mit der größten Genauigkeit gezeichnet. Auch die Kernkörperchen wurden angedeutet; nicht jeder Kern enthält aber eines in der Schnittdicke von 5 μ. Dagegen habe ich den Flimmer- und Nervenapparat der Zellen sammt ihrem Saume in Form und Farbe bis auf alle sichtbaren Einzelheiten genau dargestellt: die mittlere Partie *A* des gezeichneten Epithelstückes bei gewöhnlicher Beleuchtung mit der ganzen Apertur 1,40 des Abbe-schen Condensors, die linke Seite *B* in polarisirtem Lichte bei gekreuzten Nicols und Stellung der Zellachsen unter 45° zu den Polarisationsebenen, die rechte Seite *C* bei derselben Stellung der Zellachsen zu der Polarisationsebene des Polarisators, aber bei Drehung des Zeigers des Analysators um 13° gegen die Achse der betreffenden Epithelzellen im mikroskopischen Bilde, d. h. in der Weise, dass der ebenfalls 45°ige Winkel, den die Zeigerlinie des Analysators mit der Achse der untersuchten Zelle bei gekreuzten Nicols (Theil B der Figur) bildet, dadurch um 13° kleiner wird.

Betrachten wir zunächst das Bild bei *A*! In drei Zellen ist die gemeinsame Primitivfibrille *pf* innerhalb der Schnittdicke, in einer Zelle bis über den Kern, enthalten. (Noch länger, beinahe bis zur Basis der Zelle ist sie in einer Zelle der Seite *C* zu verfolgen.) Sie ist, bevor sie sich noch verästelt, ein homogener, sehr scharf gezeichneter Faden, welcher sich gegen die Basis der Zelle nicht verjüngt. (Eine scheinbare Verjüngung wird verursacht, wenn sie schräg durchschnitten sind.) Eine scheinbare Verdickung in distaler Richtung bedingt die beginnende Auffaserung in die einzelnen Strahlen des distalen Neurofibrillenpinsels. Die Strahlen erscheinen hier ebenso, wie die Stammfibrille, in graublauer Farbe. In noch gelungener tingirten Schnitten sind sie oft viel dunkler, ebenso schwarzviolett, wie die leitenden Primitivfibrillen z. B. in einer Ganglienzelle von *Lumbricus*.

Doch habe ich diese Stelle zum Abbilden gewählt, weil hier die Fibrillenstrahlen so weit, wie mit einander, auch mit der Schnittebene genau parallel laufen, was bei einer so großen Anzahl von Zellen innerhalb eines 5 μ dicken Schnittes ein sehr schätzbares Zusammen-

treffen der Umstände ist. Nun wurde als Grundlage für die Zeichnung die Einstellungsebene festgesetzt, bei welcher die in *A* gezeichneten drei Stammfibrillen gerade gleichzeitig am schärfsten zu sehen waren. Über und unter diesem Niveau gestattete ich kaum mehr als je 1 μ Spielraum für die Mikrometerschraube behufs feinerer Einstellung der übrigen Einzelheiten des Bildes. Desshalb kamen die Breiten der sonst ziemlich gleichen, im Querschnitt polygonalen Epithelzellen so verschieden im Bilde heraus. Dank dem angewandten vorzüglichen Objectivsystem (apochrom. homog. Immersionslinse von 3 mm äquiv. Brennweite und 1,40 num. Apertur von Zeiss) und der sehr starken Beleuchtung mit Auer'schem Gasglühlicht konnte ich trotz des sehr starken Oculars (Compensationsocular 18) bei der mit 165 mm Tubuslänge und 174 mm Entfernung des oberen Ocularrandes von der Zeichenfläche erzielten 1500fachen Vergrößerung jeden Fibrillenstrahl genau unterscheiden und verfolgen. Ich betone noch, dass das mit Sublimat in sehr schonender Weise fixirte Object in Celloidin eingebettet wurde.

Die Stammfibrillen haben den gewundenen Verlauf, den wir für die leitenden Primitivfibrillen auch intra cellulam so charakteristisch gefunden haben, desshalb konnte ja auch nicht jede Zelle in der gezeichneten Ebene ihre Stammfibrille, oder nur einen Theil von ihr aufweisen. In einem gewissen Gegensatz zu dem der Stammfibrille steht aber der Verlauf der Fibrillenstrahlen. Erstere theilt sich nämlich in eine Anzahl Anfangs divergirende und noch nicht straffe Strahlen; diese werden jedoch bald parallel mit einander und der Zellachse und stehen in regelmäßigen Abständen neben einander, wie mit dem Lineal gezogen. Schon dieser Umstand allein würde es wahrscheinlich machen, dass in dem distalen Theile des Zellkörpers eine Vorrichtung existiren muss, welche den Fibrillenstrahlen keine andere, als diese geradlinig parallele Lage erlaubt.

Nun kann jene Vorrichtung kaum in etwas Anderem bestehen, als in den intracellulären, parallelen, straffen Fortsetzungen der Cilien. Und Myofibrillen, contractile Primitivfibrillen haben in den betreffenden Zellen in der Regel einen mit der Zellachse parallelen, geradlinigen Verlauf in genau gleichen Abständen. Die Cilien sind aber Myofibrillen, die frei aus der Zelle hervorragen. Und in der That sieht man in den Flimmerzellen auf der concaven Seite desselben Darmdurchschnittes, wo sie sonst genau so gebaut, nur etwas niedriger (im vorliegenden Fall kaum 50 μ lang gegen über 60 μ auf der Convexseite) und breiter sind, keine Spur des dunkel tin-

girten Fibrillenconus, weder in gewöhnlichem, noch in polarisirtem Licht, aber ganz deutlich ist doch eine distale regelmäßige Parallelstreifung, welche weniger durch Farbenunterschied, als durch verschiedene Lichtbrechung der alternirenden Linien auffällt. Sie wird also bei mäßiger Verminderung der Apertur des Beleuchtungskegels auffälliger, wogegen der Fibrillenconus mit seinen einzelnen, genau unterscheidbaren Strahlen bei der größten Apertur die größte Deutlichkeit bekommt, ein Beweis dafür, dass seine Sichtbarkeit in der That auf besonderer, intensiver Färbung beruht. In gewissen Zellen erreicht die parallele Streifung nicht die Länge der parallelen geradlinigen Strecke der Fibrillenstrahlen; in anderen ist sie ebenso lang, aber länger ist sie nirgends. Da dort, wo die dunkel tingirten Linien im distalen Stück der Zelle fehlen, also weniger Structurelemente in derselben Breite liegen, die optische Aufgabe der Lösung des Bildes leichter ist, so kann man die einzelnen Linien trotz der geringen Farbendifferenz gut verfolgen und constatiren, dass die stärker brechenden Linien in die Fortsetzung der Cilien fallen und ebenso wie diese gefärbt sind. Die intracellulären Wurzeln der Cilien sind eben auch hier vorhanden, es fehlt aber der dunkle Strahlenconus, dessen einzelne Strahlen sich zwischen die Cilienwurzeln schieben. Die Streifung wird also in den Zellen der concaven Seite durch alternirende Myofibrillen und Linien von Somatoplasma verursacht, in den Zellen der convexen Seite dagegen durch alternirende Myofibrillen und Neurofibrillen, die an die Stelle der Somatoplasmastreifen treten.

Es existirt indessen noch ein anderer, ebenfalls bei gewöhnlicher Beleuchtung wahrnehmbarer Unterschied in den die Streifung bei den zweierlei Zellen verursachenden Linien. An allen Stellen, wo ein nicht ganz tadelloser Theil der Schneide des Messers über die Zellen ging, wurden die distalen oder proximalen Enden der dunkel tingirten Fibrillenstücke, die etwas schräg zur Schnittebene lagen, durch die Schneide beim Durchschneiden etwas aus ihrem Niveau gehoben und hakenförmig nach oben gekrümmt, so dass die einzelnen Fibrillen für sich ihren punktförmigen Querschnitt dem Beobachter zukehren. Dass sie nun einen punktförmigen Querschnitt besitzen, ebenso wie die Stammfibrille, das kann man an jedem Schnitte quer zur Zellachse entscheiden; was aber der genannte Zufall der Behandlung unbestreitbar beweist, ist die Thatsache, dass die Fibrillenstrahlen, und natürlich auch die Stammfibrille, wahrscheinlich schon im natürlichen Zustande, aber sicher zur Zeit des Schneidens eine bedeutend größere Consistenz, als das Somatoplasma

(oder die damit vereinigte Einbettungsmasse) besaßen und darin wie harte, jedoch biegsame und unelastische Drähte eingebettet waren. Ganz in derselben Weise verhalten sich auf der Schnittfläche auch die leitenden Primitivfibrillen in den längs getroffenen Nerven, namentlich aber in den Connectiven (s. Fig. 1 Taf. 23 *pf* I, II, III).

Schon gegen die ENGELMANN'sche Beschreibung der Flimmerzellen erhoben sich Stimmen, welche behaupteten, dass die distale Längsstreifung auf einer parallelen Längsfaltung der Zelloberfläche beruhe. Würde nicht die genaue Beobachtung der gut, ohne Schrumpfung erhaltenen Flimmerzellen in dünneren Längsschnitten als die Zelldicke und gut geführten Querschnitten mit unseren heutigen Apochromaten allein genügen, um die Faltenlosigkeit der Zelloberfläche und die Lage der die Streifung bedingenden Gebilde im Zelllumen darzuthun, so würde doch sicher der eben geschilderte Befund jenen Einwand ad absurdum führen und das bereits ENGELMANN gelungene, aber etwas schwierige Herausmaceriren des Fibrillenconus in toto unnöthig machen. Nun habe ich — und darin besteht der erwähnte Unterschied — eine solche Heraushebbarkeit der Fibrillen, die die distale Streifung der Zellen der concaven Darmseite bedingen, nie bemerkt, ebenso wenig wie sich auch die Cilien nicht einzeln herausheben lassen. Daraus folgt, dass sie nicht jene große Härte wie die Strahlen des Fibrillenconus besitzen, sondern ungefähr dieselbe oder nicht viel größere Consistenz als das Somatoplasma, beziehungsweise die Einbettungsmasse. (Im Leben sind die Consistenzverhältnisse natürlich ganz anders: da stehen wohl die Myofibrillen obenan.)

Kehren wir aber zu Fig. 7 *A* zurück! Die Cilien selbst sind im mikroskopischen Bild blass ziegelroth, ihre Basaltheile im gleich zu beschreibenden Saum des Epithels, offenbar weil sie dicker sind, etwas dunkler, als die hervorragenden Schäfte. Ebenso sind sie auf der Concavseite des Darmlumens, und einen eben solchen Gesammteindruck macht dort der distale, gestreifte Theil der Zellen. Das sonstige grobwabig-körnige, sehr wenig dichte Somatoplasma ist um Vieles heller.

Das Epithel besitzt einen bis 3 μ breiten, sehr regelmäßigen Saum, welcher auch gegen das Darmlumen scharf begrenzt ist. Er ist weder ein Secretbelag, noch ist er einfach durch dichte Nebeneinanderlagerung der Basaltheile der Cilien entstanden, sondern entspricht einer zwar sehr wasserreichen, aber doch deutlich differenzirten Cuticula. Davon kann man sich an der Convexseite des Darmes

am besten überzeugen. Hier nehmen die Cilien nicht die ganze Breite der Zellen in Anspruch; zwischen der Basis des Cilienbündels der einen Zelle und der der anderen bleibt stets ein Zwischenraum, welcher manchmal beinahe so breit ist, wie die benachbarten Cilienbündel an ihrer Basis. Dieser Zwischenraum wird aber von der Substanz jenes Saumes, von der Cuticula, ausgefüllt: sie hat im Gegensatz zu den ziegelrothen Cilien eine kupferrothe Farbe. Sie ist also auch dort deutlich zu sehen, wo es keine Basaltheile, richtiger Bulbi von Cilien giebt. Und ein etwa durch die Fixirung niedergeschlagener Secretbelag oder dergleichen kann der Saum desshalb nicht sein, weil er so scharf begrenzt ist und die benachbarten Cilienbündel mit einander nicht verklebt und sie nicht verunreinigt. (Die benutzten Thiere hatten schon lange gehungert, und ihr Darm war ganz leer.) Ein präformirter Secretbelag mag er indessen sein, ist ja jede Cuticula nichts weiter, als ein mehr oder weniger erhärteter Secretbelag.

An dem Epithelsaum angelangt, stößt jeder Neurofibrillenstrahl an ein längliches Körperchen, welches auf den ersten Blick wie eine Verdickung des Strahles aussieht. Bei näherer Betrachtung sieht man jedoch, dass dieses Körperchen, Basalkörperchen (*bk* im Schema Fig. 5 *B*, Taf. 32) nicht dicker, als die Neurofibrille, nur äußerst intensiv und in einer anderen Farbe, dunkel kirschroth tingirt ist, was die Täuschung verursacht. Vom Basalkörperchen geht in radiärdistaler Richtung ein kurzer, sehr dünner Faden etwa 1—1½ μ weit in den Cuticularsaum hinein und endigt dort mit einem kleinen, dunklen Knöpfchen, Endknöpfchen *ek*. Das Endknöpfchen liegt überall ganz deutlich zwischen den Cilien in der Höhe des Bulbus, wo diese am dicksten sind.

In der Grenzlinie, welche die benachbarten Flimmerzellen von einander trennt, finde ich hart am Cuticularsaum je ein schwarzes Körnchen, welches mehr als doppelt so groß wie die Endknöpfchen, also sehr leicht wahrnehmbar ist. Von diesem Zwischenkörnchen *zwk* geht ein verhältnismäßig dicker, schwarzer Faden, das Zwischenhärchen *zwh*, aus, dringt durch den Cuticularsaum und ragt einige Mikren weit zwischen zwei Cilienbündeln frei hervor. Das Zwischenhärchen ist im Leben offenbar sehr biegsam und flottirt in dem von den Cilien erzeugten Strom herum, denn im Präparat ist es meist in verschiedener Weise verbogen und gekrümmt. Proximalwärts geht das Zwischenkörperchen in einen dünneren Faden über, welcher zwischen den benachbarten Zellen entlang zieht. Ich glaube ihn

mit Drähten, die ich zu dem supponirten intercellulären Neurofibrillengitter gehörig halte, in Zusammenhang gesehen zu haben.

Genaueres über die Form der Cilie in dem Cuticularsaume und beim Übergang in das Somatoplasma der Zelle ist an diesen meinen Präparaten schwer zu entziffern. Die Cilie verdickt sich, hat sie ja hier eine viel intensivere Färbung; und sie schnürt sich dann ein: es zieht eine hellere Linie über die Cilien hart vor der Innengrenze des Cuticularsaumes hinweg. Nun kommt aber das Punctum saliens! Die äußerst intensiv gefärbten Basalkörperchen dominiren im mikroskopischen Bilde und stehen dem Blicke in dem Weg, so oft man eine bestimmte Cilie gegen die Zelle weiter verfolgen will. Es scheint, als ob das kirschrothe Basalkörperchen in die Fortsetzungslinie der Cilie fallen würde. Ein anderes Mal wird es aber ziemlich deutlich, dass bei vorsichtiger hoher Einstellung die gefärbten Basalkörperchen glanzlos bleiben, und zwischen ihnen stark glänzende Strecken auftauchen, welche einer kleinen, auf die Einschnürung folgenden Anschwellung der schon in die Zelle eingetretenen Cilie zu entsprechen scheinen. Will man aber im Verfolgen der Cilie weiter gehen, so werden auf einmal die ebenfalls stark brechenden Strahlen des Fibrillenconus vorherrschend. Durch einfache Betrachtung kann man also die Möglichkeit nicht ausschließen, dass letztere doch in die Fortsetzungslinie der Cilien fallen. Dass sie aber eine ganz andere Substanz sind, als die Cilien in diesen, und die Cilienwurzeln in anderen Zellen, geht aus Folgendem mit noch größerer Sicherheit, als aus dem mikroskopischen Bilde bei gewöhnlicher Beleuchtung hervor.

Wollen wir zunächst den Polarisator allein einsetzen! Drehen wir ihn herum, so finden wir, dass sich die Farbe des Fibrillenconus mit der Richtung der Polarisationsebene ändert, und zwar in einem überraschend hohen Grade. Der Fibrillenconus zeigt also einen starken Pleochroismus. Liegt die Achse der betreffenden Zelle parallel mit der Polarisationsebene, so erscheint der Fibrillenconus auffallend blass, bei tiefer Einstellung hell grauviolett, bei mittlerer Einstellung etwas mehr röthlich, bei hoher etwas weniger glänzend, aber mehr gelblich, als in gewöhnlichem Lichte, jedenfalls so schwach gefärbt, dass es einem schwer fällt, die einzelnen Strahlen zu unterscheiden. Dreht man aber den Polarisator um 90°, damit die Strahlen des Conus vertical auf der Polarisationsebene stehen, so wird der Conus auf einmal dunkel indigoblau, bei tiefer Einstellung beinahe schwarz, bei hoher Einstellung glänzend bronzefarbig, stets so intensiv gefärbt,

dass man die einzelnen Strahlen viel leichter, als bei gewöhnlicher Beleuchtung verfolgen kann. Im Gegensatz dazu ändert sich die matte, ziegelrothe Farbe der Cilien so zu sagen gar nicht, wie man den Polarisator auch drehe. Parallel mit der Polarisationsebene ist der Farbenunterschied zwischen den Cilien und den Strahlen des Conus ganz gering; nur die Basalkörperchen haben dieselbe starke kirschrothe Färbung, wie in gewöhnlichem Lichte; senkrecht auf die Polarisationsebene ist der Farbenunterschied um so größer, während die Basalkörperchen unverändert bleiben. Ebenso zeigen die intracellulären Fortsätze der Cilien in den Zellen an der Concavseite des Darmes keinen merklichen Pleochroismus. Darauf hin habe ich übrigens auch andere, sehr starke Cilien bei anderen Thieren nach Goldtinction untersucht und habe, obwohl sie gut fixirt und verhältnismäßig intensiv tingirt waren, keinen erwähnenswerthen Pleochroismus an ihnen gefunden.

Dagegen kann man an den leitenden Primitivfibrillen nach meiner Goldchloridbehandlung denselben hohen Grad von Pleochroismus und dieselben Farbenunterschiede nachweisen. Wie dunkel auch bei gewöhnlicher Beleuchtung eine leitende Primitivfibrille sei, in paralleler Lage mit der Polarisationsebene wird sie hell kirschroth und glänzend, in verticaler Lage auf dieselbe tief schwarzblau und matt, mit einem Stich ins Grünliche erscheinen. Einen ähnlichen, jedoch weniger starken Pleochroismus zeigen allerdings auch die contractilen Primitivfibrillen und die Bindegewebsfibrillen der Hirudineen und der Muscheln. An einer sehr dünnen Neurofibrille ist er noch deutlich, wenn er an einer Myofibrille oder Bindegewebsfibrille von derselben Dicke nicht mehr erkennbar ist.

Übrigens muss ich in Betreff der optischen Eigenschaften der Neurofibrillen hier noch nachträglich bemerken, dass sie auch nach Methylenblautinction stark pleochroitisch sind: röthlich violett, wenn sie parallel der Polarisationsebene, grünlich blau, wenn sie vertical darauf liegen. Dasselbe zeigen auch die contractilen Primitivfibrillen, wenn auch in geringerem Grade, falls sie eine Methylenblautinction angenommen haben.

Wenn wir, im Studium unseres mikroskopischen Bildes weiter schreitend, auch den Analysator einsetzen und die Nicols kreuzen und dann den centrirten Objecttisch so weit drehen, bis die Zellachsen 45° mit den Polarisationsebenen bilden, dann tauchen im dunklen Gesichtsfeld die Stammfibrillen und die Fibrillenstrahlen als leuchtende Linien allmählich auf, bis sie ihr Maximum von

Helligkeit erreicht haben, wobei sie eine glänzende hell bronzene Farbe zeigen. Die Doppelbrechung ist so hochgradig, dass bei dieser starken Vergrößerung trotz der vollkommenen Dunkelheit des Gesichtsfeldes jeder Fibrillenstrahl für sich scharf hervortritt. Dagegen ist von den Cilien, von den Basalkörperchen und anderen erwähnten Bestandtheilen, wie man auch das Präparat dreht, gar nichts sichtbar, wesshalb diese auf den dunklen Grund von Fig. 7 *B* Taf. 26 bloß mit Bleistift eingetragen sind. Die Cilien selbst (aber nicht auch die Basalkörperchen) sind indessen ja doppeltbrechend und zwar im Leben so stark, dass man die Doppelbrechung einer jeden einzelnen Cilie gut unterscheiden kann. Eine solche Behandlung aber, wie die unseres Präparates, schwächt ihre Doppelbrechung dermaßen ab, dass sie nicht nur an einzelnen Cilien unbemerkbar, sondern auch, wenn sie in einem 5 μ dicken Schnitt über einander liegen, eben nur nachweisbar ist. Eine so starke Aufhellung des Gesichtsfeldes, wie die Fibrillenkegel in einem 5 μ dicken Schnitt, verursachen die Cilien kaum in einer 15 μ dicken Lage. Wenn dabei die Zellenfronte genau vertical auf der Schnittebene steht, so sieht man, dass den Basaltheilen der Cilien ein dunkel bleibender Streifen entspricht zwischen den zwei lichten Bändern, die von den Cilien außerhalb der Zellen und den Cilienwurzeln innerhalb der Zellen zusammengesetzt werden. Das Band, welches die letzteren bilden, ist in Flimmerzellen ohne Neurofibrillenconus etwas weniger hell.

Vielleicht die allergrößte Farbendifferenz der einzelnen Bestandtheile erfolgt aber dann, wenn man die Anordnung, bei welcher Fig. 7 *C* Taf. 26 das mikroskopische Bild wiedergiebt, getroffen hat. Ein Blick auf dieses Bild überzeugt wohl Jedermann, dass die Cilien, welche ja blass ziegelroth sind, sich nicht in die Fibrillenstrahlen fortsetzen können, die ja dunkel indigoblau sind (bei etwas tieferEinstellung ganz schwarz, bei etwas hoher auch nicht hell, nur um Etwas heller, da ja Gebilde, die das Licht stärker als ihre Umgebung brechen, bei hoher Einstellung heller werden müssen). Eine directe Fortsetzung ist um so weniger möglich, als zwischen ihnen, wenn sie auch in dieselbe Linie fallen sollten, die intensiv kirschroth gefärbten Basalkörperchen liegen. Und es giebt keine Lage, in welcher umgekehrt die Cilien die indigoblaue und die Fibrillenstrahlen die ziegelrothe Farbe bei diesem Verhältnis von Polarisator und Analysator zeigen würden, so dass auch die Annahme nicht zulässig wäre, dass die Bildner der Cilien und der Fibrillenstrahlen vielleicht doch dieselben Elemente, nur in anderer Orientirung, wären.

Aber auch in anderer Beziehung scheint mir das mikroskopische Bild bei dieser Einrichtung am meisten gegen die Fortsetzung der Cilien in die Fibrillenstrahlen zu sprechen. Nämlich bei einer gegebenen Einstellung und Beleuchtung mit der vollen Apertur des Abbe-schen Condensors, bei welcher die gerade am schärfsten im mikroskopischen Bild erscheinenden Fibrillenstrahlen dunkel indigoblau sind, alterniren mit den Streifen, die diese bilden, helle, ziemlich glänzende, ziegelrothe Streifen, die nun genau in die Fortsetzung derjenigen eben solchen Streifen fallen, welche im Cilienbündel den einzelnen Cilien selbst entsprechen dürften. Dagegen fallen in die Fortsetzung der indigoblauen Fibrillenstrahlen viel dünnere matt graue Linien, welche den Zwischenräumen zwischen je zwei Cilien, beziehungsweise der Farbe des dort durchscheinenden Gesichtsfeldes zu entsprechen scheinen. Auch bei gewöhnlicher Beleuchtung, bei ganz hellem Gesichtsfelde, sieht man in den Cilienbündeln das Alterniren von hellen, mehr glänzenden Streifen mit dünneren, grauen, allerdings scharf gezeichneten. Letztere fallen in die Fortsetzung der Fibrillenstrahlen: sie können kaum den Cilien selbst entsprechen, sind vielmehr nur der optische Ausdruck davon, dass stärker brechende, parallele Fäden durch enge Zwischenräume von einander getrennt sind.

In Betreff des Charakters der Doppelbrechung der Fibrillenstrahlen kann ich mittheilen, dass sie, ebenso wie die leitenden Primitivfibrillen überhaupt, einachsig doppeltbrechend sind, und die längere Achse des Elasticitätsellipsoids bei ihnen mit der Richtung der Fibrille selbst zusammenfällt. Sie erzeugen nämlich bei Anwendung der üblichen Gipsplättchen die Additionsfarbe dann, wenn die lange Achse des Elasticitätsellipsoids des Gipsplättchens mit der Fibrillenrichtung parallel ist.

Die aufgezählte Reihe von Eigenschaften, durch welche sich der Fibrillenconus von den Cilien derselben Zellen unterscheidet, und in welchen seine Strahlen mit den Neurofibrillen übereinstimmen, wird meine Annahme, dass wir es im Fibrillenconus mit dem Innervirungsmodus der Flimmerzelle zu thun haben, wohl rechtfertigen. Der Mangel eines Neurofibrillengitters; die mit den contractilen Elementen wahrscheinlich doch alternirende Anordnung der Äste der innervirenden Primitivfibrille, welche sich in der Zelle verzweigt; das Fehlen einer innigeren topographischen Beziehung zwischen Kern und Neurofibrillen: Alles sind Verhältnisse, welche die Innervirung der Flimmerzelle auf denselben Typus,

wie die der Muskelzelle zurückführen lassen. Dieser Typus der Innervirung contractiler Zellen könnte dem Typus der Innervirung der sensiblen Zellen, den wir kennen gelernt haben, gegenübergestellt werden.

In Fig. 5 *A* Taf. 32 habe ich die geschilderte Beschaffenheit der Flimmerzellen der größeren Übersichtlichkeit wegen bei derselben Vergrößerung halb schematisch und in *B* bei einer viel stärkeren schematisch abgebildet. *B* ist bloß der Ausdruck davon, wie ich die Thatsachen, die Fig. 7 Taf. 26 wiedergiebt, deuten zu können glaube. Die Endknöpfchen *ek* könnten wohl Umbiegungsstellen der kurzen Fädchen zwischen diesen und den Basalkörperchen sein. Vielleicht bilden die Fädchen ein cuticulares Neurofibrillengitter, wenn sie, trotz ihres indifferenten optischen Verhaltens auch Neurofibrillen sein sollten. Sind sie solche, so halte ich nach meinen sonstigen Erfahrungen eine Endigung von ihnen in einem Knöpfchen nicht für wahrscheinlich.

Anhang. Neurofibrillen in verschiedenen anderen Zellen.

(Vorläufige Mittheilung.)

A. Neurofibrillen in muskellosen Gefäfswänden.

Bei *Hirudo* und *Lumbricus* habe ich nach Goldchloridtinction in der zelligen Wand von kleineren Gefäßen, die keine Muscularis besitzen, ein sehr scharf gezeichnetes Neurofibrillengitter beobachtet. Am schönsten sah ich sie in den verhältnismäßig weiten Gefäßen des subepidermalen Gefäßplexus bei *Hirudo*. Fig. 14 Taf. 29 giebt einige solche Stellen bei einer 1140fachen Vergrößerung wieder. Die blasse Färbung der Gefäßwand, die geringe Menge von Blut, welches das Gefäß in Folge einer starken Färbung sonst zu undurchsichtig gemacht hätte, wenn es damit ganz gefüllt gewesen wäre, und die schwarze Tinction der Neurofibrillen erlauben es, das Neurofibrillengitter in der ganzen Dicke des Gefäßes zu verfolgen.

Bei *D* sieht man den Querschnitt eines Gefäßes, welcher die Lage des Neurofibrillengitters in der Gefäßwand erkennen lässt. Letztere ist ganz so beschaffen, wie die Endothelwand der Capillaren bei Wirbelthieren, nur sind hier die Endothelzellen noch gestreckter und desshalb die Kerne in ihr spärlicher. Sie ist, ausgenommen an den Stellen, wo Kerne liegen, wie z. B. *wk* (Wandkern) in diesem Querschnitt, ebenfalls sehr dünn, aber doch nicht so dünn, dass man nicht deutlich sehen könnte, dass die Neurofibrillen im Somatoplasma

der Wandzellen liegen. Die Punkte sind natürlich auch hier quer getroffene Drähte des Neurofibrillengitters. Denn die Neurofibrillen bilden in der Gefäßwand ein geschlossenes Gitter mit ziemlich gleich dicken Drähten, wie man es aus in *A*, *B* und *C* wiedergegebenen Flächenansichten erkennt. Zur Bildung eines besonderen Gitters, welches den Kern umschlösse, kommt es nicht. In Durchschnitten zeigt sich das Gitter überall in Form von Punkten, die sich beim Heben und Senken des Tubus durch zickzackförmige Linien verbinden lassen. Die Maschen des Gitters sind vorwiegend quer gestellte Rhomben. An Stellen, wo sich, wie in *B*, ein Kern befindet, sind die Drähte meist mehr oder weniger deutlich radiär angeordnet. Hier und da sieht man im Lumen der abgebildeten Gefäße einzelne Blutzellen *bz*. In der Zeichnung wurde übrigens bloß auf die genaue Darstellung des Gitters Gewicht gelegt, die Contouren zwar auch mit dem Zeichenapparat gemacht, aber sonstige Einzelheiten des Baues weggelassen.

B. Neurofibrillen in der Wand der Sammelblase der Nephridien.

Diese zeichnet sich durch einen auffallenden Reichthum an Neurofibrillen aus. Letztere bilden zwei mit einander verbundene Gitter. Das eine liegt in der dünnen Bindegewebsschicht der Blasenwand, dicht unter den Epithelzellen, das andere in diesen selbst. Nicht jede Epithelzelle besitzt ein besonderes, für sich geschlossenes Gitter, sondern ein gemeinsames durchzieht das ganze Epithel. Es giebt stark wellige Primitivfibrillen, die, im Ganzen parallel der Blasenwand und zum Theil auch mit einander, etwas tiefer aus einer Epithelzelle in die andere ziehen. Außerdem giebt es ein oberflächlicheres, deutlicheres Gitter mit engeren Maschen, welches sich ganz nahe zur freien Oberfläche der Zellen, mit dieser parallel ausdehnt.

Die Epithelzellen selbst können je nach dem Zustande der Blase sehr verschieden, bis zu cylindrisch sein; hier im mäßig gedehnten Zustand sind sie flach polsterförmig, in der Mitte, wo der Kern liegt, emporgewölbt, an ihren Rändern in der Weise allmählich abgeflacht, dass hier das Epithel außerordentlich verdünnt wird und gegen den Kern der benachbarten Zellen wieder allmählich an Dicke zunimmt. Und so steht jede Epithelzelle als ein flacher Hügel für sich auf der bindegewebigen Unterlage, ohne Seitenflächen, mit welchen sich die benachbarten, wie in sonstigen Epithelien, an einander legen würden. Im verticalen Durchschnitt der Blasenwand, in Fig. 4 (*B*) Taf. 32, liegt die Zelle *a* mit der Zelle *b* in demselben Niveau;

c liegt etwas tiefer, mit *e* im selben Niveau, und *d* noch tiefer. Die Structur der Kerne ist in *A* angegeben, und ebendort in der mittleren Zelle an einer kleinen Stelle auch die des Somatoplasmas nach Sublimatfixirung und Goldchloridtinction, der auch die Differenzirung des Neurofibrillengitters zu verdanken ist. In ein feinkörnig fädiges, vielleicht feinwabiges Somatoplasma sind dunkel gefärbte, rundliche Körnchen mäßig dicht eingelagert. Die Schnittrichtung ist hier etwas schräg auf die Blasenwand.

Die Oberfläche der Epithelzellen ist mit radiär stehenden, gelegentlich bis 30 μ langen, gegen das Ende fein zugespitzten, ziemlich steif aussehenden Haaren sehr dicht besetzt. Sie fallen sehr leicht ab, liegen auch im Lumen der Blase, in der Nähe der Wand überall herum. Anfangs wäre ich geneigt gewesen, das Ganze nicht etwa als Flimmern, sondern als einen besonders entwickelten secretorischen Bürstenbesatz *brb* zu betrachten; ich finde es aber in jedem Zustande der Blase so: nie fehlen diese Haare, obwohl sie stets sehr leicht an ihrer Basis abbrechen und in verschiedenen Blasen sehr verschieden lang sein können. Wahrscheinlich sind sie doch als Cilien zu deuten. Die bei der Zeichnung angewandte starke Vergrößerung (1500fach, durch Apochromat 3 mm, Apertur 1,40 und Compensationsocular 18 erzielt) gestattet an der Basis eines jeden Haares ein Körnchen zu unterscheiden, welches mit dem Haare nicht abfällt, sondern in der oberflächlichsten Schicht des Somatoplasmas zurückleibt.

Mit diesen Körnchen darf man nun die größeren und viel dunkleren ebenfalls nahe zur Oberfläche liegenden Punkte nicht verwechseln, welche Querschnittbilder von Neurofibrillen sind und mit einander beim Heben und Senken des Tubus in Verbindung gebracht werden können durch feine Linien, die einzelnen Drähte des oberflächlichen Neurofibrillengitters (*A* und *B*). *C* stellt einen kleinen Theil eines tieferen tangentialen Schnittes dar mit den tieferen Neurofibrillen in den Epithelzellen (*zknbz*: Zellkern einer Nephridialblasenzelle) und in dem subepithelialen Neurofibrillengitter, dessen Übergang in das oberflächlichere im schrägen Schnitt bei *A* zu sehen ist.

C. Neurofibrillen in gewöhnlichen Epithelzellen.

Zum Schlusse will ich hier noch kurz erwähnen, dass bei *Hirudo* in gewissen Längslinien des Körpers auch Deckepithelzellen der Haut, die sich sonst in nichts von den gewöhnlichen Epidermiszellen unterscheiden, mit Neurofibrillen und zwar ziemlich dicken

versehen werden, die in sie von ihrem proximalen Ende eindringen und in ihnen ein Gitter mit wenigen Maschen bilden, ohne den Kern enger zu umschließen, wie in den Sinnesepithelzellen. Neurofibrillen glaube ich übrigens auch in den Epithelzellen des Darmes unterscheiden zu können.

3. Über die Methoden der färberischen Differenzirung der Neurofibrillen.

Kurze Bemerkungen über die verschiedenen anderen Methoden, die ich bei den oben vorgetragenen Untersuchungen in Anwendung brachte, hat der Leser hier und da eingestreut gefunden. Jene führten indessen zu keinen Resultaten, die nicht auch Andere vor mir schon erhalten hätten, ausgenommen die anderswo schon mitgetheilte Methode, nach welcher es möglich ist, die leitenden Primitivfibrillen ebenso wie die contractilen zu isoliren. Desshalb will ich mich mit ihnen hier nicht weiter beschäftigen, um die Methoden der färberischen Differenzirung um so eingehender behandeln zu können.

Es wurde schon wiederholt erwähnt, dass drei Methoden in dieser Beziehung alle anderen übertreffen. Diese sind: 1) die Tinction des frischen Objectes mit Methylenblau, 2) die Tinction des conservirten Objectes mit Hämateïnlösung I.A, 3) die Vergoldung des frischen und des fixirten Objectes.

Die mikroskopischen Bilder, welche eine jede der drei Methoden für sich allein zu liefern im Stande ist, sind derart, dass sie den Verdacht vollkommen ausschließen, als ob sie die Neurofibrillen, welche vielleicht gar nicht präformirte, natürliche Zellbestandtheile wären, künstlich hervorzauberten, oder, falls solche überhaupt doch existiren, ihr Vorhandensein auch unter Verhältnissen, wo in der That keine existiren, vortäuschten. Außerdem bestätigen und ergänzen sich gegenseitig die Resultate der drei Methoden in jeder Beziehung. Wenn aber das Alles noch nicht genügen sollte, um die Beweiskraft der mit ihnen erzielten mikroskopischen Bilder über allen Zweifel zu erheben, so kann ich schließlich den skeptischen Leser noch darauf aufmerksam machen, dass auch gewisse andere Methoden zur Darstellung der leitenden Primitivfibrillen theils bereits früher bekannt waren, so die Säurefuchsin-Methode von Kupffer nach Osmiumfixirung für Wirbelthiernerven, theils von mir für Wirbellose außer jenen drei wichtigsten noch gefunden worden sind. Das Constatiren der leitenden Primitivfibrillen in den Nerven sowohl von

Wirbelthieren, als auch von Wirbellosen ist, wenn man sie schon kennt und zu suchen weiß, überhaupt mit sehr verschiedenen Methoden eine leichte Aufgabe.

A. Die Tinction des frischen Objectes mit Methylenblau.

Wie ich diese Methode bei meinen Objecten anwende, habe ich seiner Zeit in meinem Aufsatz »Erfahrungen in der Behandlung des Nervensystems für histologische Zwecke. I. Mittheilung: Methylenblau. (Besonders bei *Hirudo* und *Lumbricus.*)« in der Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, Bd. 9 (1892) pag. 15—37 ausführlich beschrieben und verweise den Leser dorthin und auf eine später ebendort pag. 466 erschienene Notiz. Nur in Betreff der Haltbarkeit meiner in Gummisyrup eingeschlossenen Präparate möchte ich meine seitherigen Erfahrungen kurz erwähnen. Sämmtliche Präparate, bei welchen ich die Differenzirung durch Ammoniak nicht bis zur optischen Isolirung der Neurofibrillen in Folge der Entfärbung der Interfibrillärsubstanz getrieben habe, sind auch heute noch, also nach 5—6 Jahren beinahe ganz unverändert; man kann in ihnen die feinsten leitenden Bahnen, die überhaupt tingirt gewesen sind, heute noch ebenso gut verfolgen. Dagegen sind diejenigen meiner damals gemachten Präparate, in denen die leitenden Primitivfibrillen färberisch ganz isolirt gewesen sind, in welchen also auch die leitenden Gitter in den Ganglienzellen etc. zu sehen waren, alle schon längst verblasst. Alle dauerten aber mindestens wochenlang, so dass man sie mit Muße untersuchen und zeichnen konnte.

Weitere Versuche, um Methylenblauobjecte einbettbar und in Schnittreihen zerlegbar zu machen, habe ich, trotzdem dass mich die bisher von Anderen gemachten Vorschläge keineswegs befriedigt haben, nicht gemacht, weil die Methylenblauschnitte durch meine Hämateïn- und Goldchloridtinctionen ganz überflüssig wurden. Die unzerlegten Methylenblaupräparate sind in ihrer Art unübertrefflich; aber die Methylenblauschnitte, und erhielten sie noch so vollkommen alle Feinheiten des Präparates in toto, werden von den Hämateïn- und Goldchloridschnitten nichtsdestoweniger übertroffen.

B. Die Tinction des conservirten Objectes mit Hämateïnlösung I A.

Die Vorzüge, welche dieser Methode neben der Goldmethode (Nachvergoldung) einen hervorragenden Platz einräumen, sind folgende: a. Auch Material, welches schon seit längerer Zeit in Alkohol aufbewahrt gewesen ist, kann mit ziemlich sicherer Aussicht auf die Differenzirung der leitenden Primitivfibrillen tingirt

werden. b. Es ist eine größere Anzahl von verschiedenen Fixirungsmethoden zulässig, als nach meiner bisherigen Erfahrung bei der Goldmethode. c. Die noch brauchbare, ja in manchen Fällen vortheilhafteste Schnittdicke ist viel größer, als bei der Goldmethode, also man kann viel größere Strecken der Nervenbahnen in demselben Schnitt ununterbrochen verfolgen und den ganzen Fibrillenverlauf leichter reconstruiren. d. Die Schnitte können auch beliebig dünn sein ohne Beeinträchtigung der Differenzirung des Leitenden, wogegen die Goldreaction derselben von einer gewissen Schnittdicke ab, mit gewissen Ausnahmen, immer schwieriger zu erhalten ist. e. Man kann die Präparate rascher und bequemer als die Goldpräparate herstellen.

Mit der Goldchloridmethode gemein hat sie folgende Vorzüge vor allen anderen Verfahren mit theilweiser Ausnahme der Methylenblautinction: a. Die scharfe Differenzirung der Neurofibrillen von allen übrigen histologischen Bestandtheilen des Organismus, welche gelegentlich beinahe bis zur optischen Isolirung gehen kann. b. Die feine, die schwierigsten histologischen Untersuchungen gestattende Tinction der meisten anderen Bestandtheile der Gewebe. c. Die unbegrenzte Haltbarkeit der Differenzirung bei Balsameinschluss (unter den für Hämateïntinctionen überhaupt einzuhaltenden Bedingungen). d. Die Sicherheit, das Object auch dann, wenn die specifische Reaction des Leitenden ausbleiben sollte, nicht zu verlieren, sondern die Präparate in Folge ihrer sonstigen schönen Tinction für die meisten mikroskopisch-anatomischen oder fein histologischen Untersuchungen brauchen zu können.

In folgenden Punkten steht sie der Goldmethode nach: a. Gewisse Neurofibrillengitter, z. B. in den epithelialen Sinneszellen, welche unter den nothwendigen Bedingungen durch Goldchlorid stets differenzirt werden, lassen sich nur selten und weniger vollkommen darstellen, und zwar in erster Linie in Folge des zweiten Nachtheiles, b. dass der Contrast in der Farbe der Neurofibrillen und der Substanzen, in welche sie eingebettet sind, wenn letztere zu viel Farbe behalten, weniger groß ist, als nach Goldchlorid. c. Die weitere Behandlung der Schnitte, welche sie zulassen, ohne dass die Tinction der Neurofibrillen gefährdet wäre, ist viel beschränkter, als nach der Goldchloridtinction.

Gemein mit der Goldmethode hat sie den (in manchen Beziehungen jedoch, wie bei der Methylenblautinction eher als Vortheil zu betrachtenden) Mangel, dass nicht nothwendigerweise sämmt-

liche Neurofibrillen, die im betreffenden Schnitt enthalten sein müssen, differenzirt erscheinen. Das, was differenzirt wurde, ist allerdings vollkommen dargestellt, d. h. nicht nur stellenweise, mit Unterbrechungen: eine einmal differenzirte leitende Primitivfibrille ist es in ihrem ganzen Verlauf und zeigt deutlich die Continuirlichkeit des Leitenden. Eine entschiedene Schwäche von beiden Methoden ist dagegen, dass das Eintreten der specifischen Reaction des Leitenden, wie es scheint, von dem physiologischen Zustande desselben abhängt, in welchem es fixirt wurde. So kann man eine gewisse Bahn oft wiederholt mit der überraschendsten Schärfe tingirt haben, und doch scheint in der genau entsprechenden Bahn eines anderen Individuums manchmal etwas zu fehlen, dessen Vorhandensein die Reaction bedingt, und zwar scheint es nicht durch die Behandlung entfernt, sondern im gegebenen Momente physiologisch abwesend gewesen zu sein. Desshalb können die Präparate nicht immer in allen Punkten gleich gelingen. Gelingen werden aber die Hämateïn- und Goldchloridpräparate, falls man keine der nothwendigen Bedingungen vernachlässigt, in so fern immer, als man in ihnen immer irgend eine Aufklärung über das Leitende findet, die man anderswo vergebens suchen würde. Capriciös in dem Sinne wie die Golgi'schen Methoden und die früheren Vergoldungsverfahren, ja gewissermaßen auch die Methylenblautinction, sind sie gewiss nicht. Sonst könnte ich nicht lange ununterbrochene Schnittreihen nach beiden Methoden hergestellt haben, in denen jeder Schnitt und jeder Objectträger voll von Schnitten die gleich vorzügliche specifische Tinction zeigt.

Meine Hämateïnmethode besteht einfach darin, dass ich das Object in toto oder, wenn es zu groß ist, Stücke davon mit meiner Hämateïnlösung I A. durchfärbe, in Paraffin, Celloidin oder Glycerinleim einbette und in eine Schnittserie zerlege, welche ich in Balsam einschließe. So einfach auch das Verfahren an und für sich ist, wird es doch gut sein, die einzelnen Phasen davon etwas zu beleuchten.

Das Object. Zur Anwendung kam die Methode bis jetzt, und zwar überall mit gleichem Erfolg, ausgenommen die Wirbelthiere, wo die Resultate denen bei Wirbellosen nachstehen, obwohl sie auch sehr werthvoll sind, bei folgenden Objecten: Hirudineen (*Clepsine*, *Hirudo* und *Aulastoma* von Süßwasser-, *Pseudobranchellion*, *Branchellion* und *Pontobdella* von See-Egeln), *Lumbricus*, *Astacus*, *Anodonta* und *Unio*, *Helix*, *Amphioxus*, *Petromyzon*, *Lophius*, *Triton* und Kalb. Ob sie Bewohner des Landes, von Süßwasser oder See-

wasser sind, scheint gar keinen Unterschied zu machen. Immer ist es besser, möglichst große, erwachsene Exemplare zu nehmen, weil bei diesen die Neurofibrillen nicht nur dicker, sondern, wie es scheint, der Differenzirung auch zugänglicher sind.

Die Fixirung. Jede Art von Fixirung scheint, wenn sie die leitenden Primitivfibrillen überhaupt gut fixirt und eine gute Hämateïntinction nicht ausschließt, gleich geeignet zu sein. Ich habe die Tinction nach folgenden Fixirungen mit Erfolg versucht: Sublimat, Sublimat-Alkohol, Sublimat-Essigsäure, Pikrinsublimat-Essigsäure, Pikrinsäure, KLEINENBERG's Pikrinschwefelsäure, ZENKER'sche Flüssigkeit und Sublimat-Osmiumtetraoxyd. Heiß dürfen die Fixirungsmittel nicht angewandt werden. Bei *Pseudobranchellion* leistete zum Verfolgen des Fibrillenverlaufes die KLEINENBERG'sche Flüssigkeit vielleicht die besten Dienste, weil nach ihr die Interfibrillärsubstanzen, die Glia etc., am wenigsten Farbe behalten. Für die feineren Neurofibrillengitter und die Structur der Zellen, in welchen sie sich befinden, war sie nicht gut, um so besser aber Sublimat.

Aufbewahren des Materials. Das fixirte Material braucht nicht gleich weiter verarbeitet zu werden, wie für die Goldtinction, sondern kann in Alkohol beliebig lange aufbewahrt werden. Zwei Jahre lang in 90procentigem Alkohol aufbewahrte *Pseudobranchellion* erwiesen sich noch als vorzügliches Material. Schwächerer Alkohol, vielleicht schon ein 70procentiger, scheint mit der Zeit die Färbbarkeit zu beeinträchtigen.

Die Größe der Stücke. Geeignet zum Durchfärben mit meiner Hämateïnlösung IA. behufs Differenzirung des Leitenden sind noch Stücke von 5 mm maximaler Dicke.

Die Färbung. Die Hämateïnlösung IA. wird hergestellt durch successives Zusammengießen von gleichen Volumina der drei folgenden Ingredientien: A. 1procentige Hämateïntinctur in 70procentigem Alkohol, B. concentrirtes Glycerin, C. 9procentige Alaunlösung mit Salicyl- und Essigsäure.

A stelle ich her, indem ich das Hämatoxylin in der von mir vorgeschlagenen Weise reifen lasse. Ich mache eine 1procentige Lösung von Hämatoxylinkrystallen in reinem 70procentigem Alkohol. Reinheit des Alkohols, dass er weder sauer, noch, was besonders schädlich, alkalisch sei, ist von großer Wichtigkeit. Die Lösung lasse ich in einer Flasche von gutem Glase, welches nicht leicht löslich (stark alkalisch) ist, stehen. Die Flasche soll nicht ganz voll gegossen werden; in nicht ganz voller Flasche geht die

Reifung d. h. Oxydirung des Hämatoxylins zu Hämateïn bei gewöhnlicher Laboratoriumtemperatur (z. B. 16—20° C.) in 6—8 Wochen vor sich. Macht man die Flasche ganz voll, so dauert es länger; lässt man sie unverkorkt oder durchlüftet sogar die Flüssigkeit von Zeit zu Zeit durch Schütteln, so reift sie rascher. Die bereits brauchbare Tinctur reift zwar allmählich weiter, indem noch unoxydirtes Hämatoxylin zu Hämateïn wird, aber eine weitere Oxydirung des Hämateïns, wodurch die Lösung allmählich unbrauchbar werden würde, bleibt lange aus. Mindestens zwei Jahre lang ist diese Tinctur auch dann haltbar, wenn sie in nicht voller Flasche steht und davon hin und wieder zum Gebrauch abgegossen wird. In voller und gut verkorkter Flasche habe ich Proben über drei Jahre stehen, welche noch vollkommen gut sind. Zu allen meinen Hämateïntinctionen gebrauche ich diese Tincturen. Man kann sie vorräthig halten und in ihnen stets gutes Hämateïn zur Verfügung haben, was man vom käuflichen Hämateïn leider keineswegs von vorn herein wissen kann.

C, welche man ebenfalls vorräthig hält, wird hergestellt, indem man in destillirtem Wasser 1 pro Mille Salicylsäure, 3 Procent Eisessig und 9 Procent Alaun löst.

Die Hämateïnlösung I A. ist durch das Zusammengießen der drei Bestandtheile zwar sofort fertig und zum Tingiren brauchbar, vortheilhafter ist es wohl aber, wenn man sie vorräthig hält, was, wie es scheint, unbegrenzt möglich ist. Einmal schon gebrauchte Quantitäten kann man in die Flasche zurückfiltriren, und doch bleibt die Lösung lange genug brauchbar; allerdings, je öfter dies geschieht, um so eher wird doch die Grenze erreicht, wo die Überoxydation des Hämateïns beginnt, und man schließlich das Ganze wegschütten muss.

Ob klein, ob groß, muss das Object mindestens 48 Stunden in der Farblösung gelassen werden. 3 Tage sind meist noch nicht zu viel, länger schadet schon manchmal. Nach der Färbung wäscht man es in öfters erneutem destillirtem Wasser aus und lässt es bis zu 24 Stunden lang, am besten, indem man es in der Flüssigkeitssäule hoch befestigt, in zweimal destillirtem Wasser, also in reinem H_2O. Der schwierigste Punkt des Verfahrens ist, die Dauer des Auswässerns richtig zu treffen; wenn man sie aber bei einem bestimmten Object von einer bestimmten Größe einmal gefunden hat, so wird man mit derselben Dauer des Auswässerns stets gleich gute Resultate erhalten. Sie hängt nicht nur von der Größe des Objectes, sondern auch von der Beschaffenheit seiner Gewebe und namentlich von der Lage seines Nervensystems oder der Organe ab, deren Neurofibrillen man be-

sonders untersuchen will. Die Farblösung ertheilt zwar den Neurofibrillen a priori jene dunkelblaue bis schwarze Färbung, wenn sie lange genug einwirkt; aber bei der nothwendigen langen Einwirkung erhalten auch die sonstigen Gewebsbestandtheile, namentlich die Interfibrillär- und Gliasubstanz und das Somatoplasma der verschiedenen Zellen eine sehr starke Tinction, welche die Neurofibrillen beinahe ganz verdeckt. Nun kann man die Farbe aus sämmtlichen Gewebsbestandtheilen mit Ausnahme der Kerne schon in destillirtem Wasser auswaschen, wenn letzteres zu einer sauren Reaction neigt, und diese bekommt es durch die ausgewaschene Farblösung selbst. Wird das Wasser, mit dem der betreffende Gewebsbestandtheil in Berührung kommt, auch nur im geringsten Grade alkalisch, so fixirt es dort die noch enthaltene Farbe. Anfangs wird die Färbung der Neurofibrillen durch das etwas sauer werdende destillirte Wasser nicht angegriffen, später fangen aber auch diese an zu verblassen. Ehe noch dies eingetreten ist, muss man der Farbenentziehung Einhalt thun dadurch, dass man das Object aus dem destillirten Wasser in ein schwach alkalisches Wasser, z. B. in Quellwasser mit etwas Kalk bringt. Ist dieses Quell-, Leitungs- oder Brunnenwasser zu alkalisch, oder wirkt es zu lange ein, dann verblassen die Neurofibrillen unter Grünlichwerden ebenfalls. 3—5 Stunden darin genügen. Indessen ist dieser Theil der Procedur weniger heikel, als das Auswaschen in destillirtem Wasser. Bei dem letzteren muss man eben den Punkt treffen, wo das Sonstige schon genügend entfärbt ist, aber die Entfärbung des Leitenden noch nicht begonnen hat. Bei großen *Pseudobranchellion* war schon ein 8 stündiges Auswässern genug, große *Branchellion* erforderten 16 Stunden, *Hirudo* noch mehr. Darüber wird sich übrigens Jedermann selbst Erfahrungen an seinem Objecte sammeln müssen. Nach dem alkalischen Wasser kommt das Object auf höchstens 2 Stunden in destillirtes Wasser zurück.

Einbetten. Das so bereits gefärbte Object kann man in Alkohol nicht aufheben, ohne die Differenzirung des Leitenden allmählich ganz einzubüßen. Am besten bleibt es in Alkohol so kurz wie möglich vor dem Einbetten. Desshalb hänge ich es möglichst hoch sofort in recht viel Alkohol absolutus auf, um es so rasch wie möglich zu entwässern. Übrigens kann man ebenso gut in Celloidin, wie in Paraffin einbetten. Nimmt man Paraffin, so diene Chloroform ohne Zuthat als Vormedium: das entwässerte Object befestige man in der Mitte einer hohen Chloroformsäule, damit es möglichst rasch auch vom Alkohol befreit werde. Es ist besser, wenn man es dabei nicht

am Lichte lässt. Bettet man in Celloidin ein, so darf man das Licht ja nicht lange auf das in den Celloidinlösungen befindliche Object einwirken lassen. Das in Celloidin eingebettete Object schneide man entweder sofort oder hebe es, wenn man später schneiden will, wie bei der Goldmethode weiter unten, in Glycerinleim auf. Auch in letzteren kann man es gut einbetten: aus dem zweiten destillirten Wasser kommt es in einer dünneren Glycerinleimlösung in einen Exsiccator bei einer zum Flüssighalten des Leimes gerade genügenden Temperatur, bis alles Wasser verdunstet ist. Dann Ausgießen in eine Form (ich nehme eine Glasplatte mit Metallrahmen, die nach dem Erkalten der Masse entfernt werden) und Einlegen auf einer Filtrirpapierbrücke hoch in Alkohol absolutus. Schneiden unter Alkohol absolutus, als Vormedium des Einschlusses Chloroform. Des Näheren zu schildern, wie ich dabei verfahre, würde zu weit führen und gehört nicht zur speciellen Technik, die allein unser jetziger Gegenstand sein kann.

Einschluss. Alle Medien sind gut dazu, in welchen Hämateïnthonerde-Tinctionen überhaupt gut haltbar sind, also neben Balsamen auch Glycerin, wenn es ganz neutral ist. Balsam ist wegen der stärkeren Lichtbrechung, besonders bei dicken Schnitten, natürlich vorzuziehen, da ja doch bei voller Beleuchtung mit dem Condensor untersucht werden muss.

C. Die Vergoldung des frischen und des fixirten Objectes: Vor- und Nachvergoldung.

a. Allgemeines.

Ich habe bereits vor längerer Zeit nachgewiesen und wiederholt mitgetheilt, dass die Tinction, welche nach Einführung des Goldsalzes in das Gewebe vor der Fixirung erfolgt, die inverse von der ist, welche nach Einführung des Goldsalzes in das bereits fixirte Gewebe resultirt.

Im ersteren Falle nimmt, wenn die Tinction als gelungen erachtet werden soll, das Somatoplasma der verschiedensten Zellen ziemlich viel Farbe an, und die Zellkerne bleiben beinahe farblos; die contractilen Primitivfibrillen sind sehr blass, bis farblos, die Interfibrillärsubstanz beinahe ebenso dunkel, wie das Somatoplasma der Muskelzelle; die leitenden Primitivfibrillen differenziren sich nirgends, ausgenommen bei einem gewissen Verfahren, sondern der ganze Nerv wird, von den Myelinscheiden abgesehen, mehr oder weniger dunkel rothviolett, so dass z. B. der Achsencylinder der Wirbelthiernerven zwar im Ganzen deutlich differenzirt und in seine

peripherischen Verästelungen verfolgbar, aber nicht in leitende Primitivfibrillen und Interfibrillärsubstanz färberisch gesondert ist. Diese Art von Goldreaction will ich Vorvergoldung nennen.

Im Falle der Einführung des Goldsalzes nach der Fixirung erfolgt zunächst eine sehr scharfe Kernfärbung, aber nicht nur die der chromatischen, sondern auch der achromatischen geformten Kernbestandtheile, natürlich derjenigen, welche zur Zeit der Tinction durch die vorhergehende Behandlung nicht entfernt, sondern durch letztere in einen geformten, mehr oder weniger festen Zustand gebracht oder in einem solchen erhalten worden sind. Demnach sind in Kerntheilungsfiguren sowohl die Chromosomen, als auch die verschiedenen Spindelfasern und die Centrosomen mit verschiedener Intensität gefärbt, am stärksten die Chromosomen und im ruhenden Kern die Nucleolen, einerlei ob chromatisch oder achromatisch. Das Somatoplasma ist stets blasser, aber etwaige Plasmastructuren doch sehr deutlich tingirt. Demgemäß ist auch das Muskelplasma sehr blass, oft kaum gefärbt, dagegen die contractilen Primitivfibrillen lebhaft kirschroth. Was aber das Wichtigste ist: die leitenden Primitivfibrillen und die Neurofibrillen überhaupt werden, wo sie sich auch befinden, intensiv schwarz, bis zur vollkommenen Undurchsichtigkeit trotz der geringsten Dicke, wenn gewissen Bedingungen bei der Fixirung und der Tinction Genüge geleistet wird. Die Inter- und Perifibrillärsubstanzen nehmen eine sehr geringe und andere Färbung an, so dass die Nervensubstanz, im Gegensatz zur gewöhnlichen Vorvergoldung, auf das Deutlichste in leitende Primitivfibrillen und in Interfibrillärsubstanz (beziehungsweise Somatoplasma der Nervenspindel) differenzirt wird. Diese Art von Goldreaction soll Nachvergoldung genannt werden.

Weder die Vorvergoldung, noch die Nachvergoldung darf zur Imprägnirung von irgend welchem Gewebsbestandtheile führen; stets müssen sie eine reine Tinction bewirken in dem Sinne, dass der färbende Stoff, mit oder ohne chemische Bindung, also in intramolecularer oder bloß intermolecularer Weise, sich in die gefärbten Gebilde in so feiner Vertheilung einlagert, dass nicht einmal mit unseren allerstärksten Vergrößerungen irgend eine Spur davon irgendwie geformt nachweisbar ist. Eine Ausnahme bilden die Myelinscheiden der Nerven von Wirbelthieren und Crustaceen, welche in sonst sehr gut gelungenen Präparaten unter gewissen Bedingungen eine Imprägnirung erfahren, d. h. es lagern sich in ihnen äußerst feine schwarze Körnchen, wahrscheinlich metallisches Gold, in gleichmäßiger Vertheilung ein.

Sonst ist eine Imprägnirung stets eine misslungene Goldfärbung. Die Farbenscala einer gelungenen Goldtinction bewegt sich für sämmtliche Gewebe zwischen eben noch wahrnehmbarem hellem Rosa und Dunkelviolett; die verschiedenen Gewebsbestandtheile werden von einander durch verschiedene Intensität der Färbung und durch das Vorherrschen entweder eines mehr bläulichen oder eines mehr röthlichen Tones unterschieden: ersterer kann für gewisse Bestandtheile bis zu Stahlblau, letzterer bis zu Rothbraun, die Vermischung von beiden bis zu Blaubraun führen. Und scharf inmitten von allen diesen Farbentönen treten die Neurofibrillen mit ihrem Schwarz hervor, dem Resultate einer sehr großen Concentration von Blau- oder Rothviolett.

Die an und für sich keine Färbung, nur einen diffusen schmutzig gelblichen Ton verleihende Goldsalzlösung muss, wie von jeher bekannt, nachträglich im Gewebe in den erwünschten Farbstoff umgewandelt werden. Mir scheint, dass sich zunächst das seiner Zeit von Berzelius prätendirte purpurne Goldoxyd, das Zwischenoxyd (AuO) bildet, welches sich, indem es sich mit dem Gewebe verbindet, je nach dem Gewebe bald in dieser Form, bald als fein vertheiltes Goldmetall in mikroskopisch nicht mehr nachweisbaren Theilchen festsetzt. Ich habe lange Jahre hindurch experimentirt, um die Bedingungen der Umwandlung in den Farbstoff, welcher die oben umschriebene Tinction und keine andere giebt, festzustellen. Die sowohl für die Vorvergoldung, als auch für die Nachvergoldung gültige wichtigste Bedingung ist, dass die Lichtstrahlen die betreffende exponirte Gewebsschicht von beiden Seiten vollkommen und möglichst ungeschwächt durchdringen können. Aus dieser Hauptbedingung folgen direct oder als weitere logische Consequenzen beinahe sämmtliche Maßregeln, die man beim Vergolden einzuhalten hat. Natürlich haben die Nachvergoldung und die Vorvergoldung nebenbei auch ihre besonderen Regeln. Betrachten wir zunächst die allgemeinen!

Das Verfahren selbst ist ja bei der Vergoldung an und für sich außerordentlich einfach. Es besteht, wie bekannt, und bei meiner Methode ist es auch nicht anders, aus zwei Theilen: a) aus der Einführung des Goldsalzes in das Gewebe; b) aus dem Einwirkenlassen des Lichtes auf das Gewebe. Eine gewisse Färbung kann auch ohne Einwirkung des Lichtes, bei Abschluss desselben vom Gewebe eintreten, und solche Verfahren wurden auch wiederholt direct empfohlen, da sie sich aber in keiner Beziehung

mit denen, bei welchen die Belichtung eine Rolle spielt, messen können, so werde ich sie hier gar nicht berücksichtigen. Überhaupt theile ich nur meine Erfahrungen mit, die Methoden, nach welchen meine Präparate entstanden sind, ohne zu fragen, ob auch Andere schon ähnlich verfuhren, oder ob ich mit meinen Behauptungen in Widerspruch zu Anderen stehe: jedenfalls hat die Resultate, die ich erhalten habe, Keiner vor mir bekommen, und es handelt sich darum, auch Andere in die Lage zu setzen, ähnliche Präparate zu erzielen.

In Betreff des Untersuchungsmaterials habe ich die Überzeugung gewonnen, dass See- und Süßwasserthiere, Wasser- und Landbewohner an und für sich gleich geeignet zum Vergolden sind. Zu bevorzugende Objecte giebt es nur in so fern, als die Verhältnisse für die nothwendigen Manipulationen und besonders für die Bedingungen des Gelingens günstiger bei gewissen Objecten, als bei anderen liegen, und die morphologische Beschaffenheit des Leitenden die im Wesentlichen gleichen Einrichtungen bei einem Object leicht, bei einem anderen viel schwerer untersuchbar macht. Ich habe schon am Anfang dieses Aufsatzes hervorgehoben, dass desshalb z. B. *Lumbricus* und Hirudineen (einerlei ob See- oder Süßwasseregel) ein unvergleichlich günstigeres Material sind, als Wirbelthiere, und auch erwachsene Thiere viel günstiger als Embryonen, und dass es mir nur von einem gewissen bereits vorgeschrittenen Stadium an in der morphologischen Differenzirung des Leitenden gelungen ist, dieses färberisch zu differenziren.

In Betreff der Größe des zum Vergolden einzulegenden Stückes kann, der Hauptbedingung gemäß, natürlich nur die Dicke von Belang sein, und zwar in erster Linie nicht desshalb, weil das Goldchlorid selbst nicht tief eindringt, sondern weil das Object, wenn es auch während des Lebens hinlänglich durchsichtig war, nach dem Coaguliren der Gewebssubstanzen durch das Goldchlorid undurchsichtig wird. Zwar dringt auch das Goldchlorid bei Weitem nicht so tief, wie die gebräuchlichen Sublimatlösungen ein; nimmt man aber auch vom Sublimat so wenig concentrirte, z. B. einprocentige, so zeigen sie auch keine bedeutend größere Eindringungskraft. Und die Concentration der Goldlösung kann man nicht gut steigern, denn, je concentrirter sie ist, um so dauernder und in so höherem Grad macht sie die Gewebe undurchsichtig. Man kann die Durchsichtigkeit durch Waschen nur bis zu einem gewissen Grade wieder herstellen; ehe aber dieser Grad erreicht ist, ist schon alles Goldchlorid auch heraus, und es erfolgt höchstens eine sehr unvollkommene

Tinction. Etwas ganz Anderes ist, wenn man das Goldchlorid nur als fixirendes Agens für Objecte benutzt, welche eingebettet und in Schnitten eigentlich bei nochmaligem Einführen von Goldchlorid tingirt, also zu einer Nachvergoldung dienen sollen, worüber weiter unten. Dann kann das Object ebenso dick sein, wie bei Fixirungen mit entsprechend starken Sublimatlösungen. — Je dicker die zu vergoldende Gewebsschicht ist, um so weniger lang darf die Goldchloridlösung wirken, wenn die nothwendige Durchsichtigkeit nicht eingebüßt werden soll, um so weniger Gelegenheit kann sie also dazu haben, das Gewebe genügend zu durchdringen oder sich auch in den unmittelbar zugänglichen Theilen genügend zu concentriren. Durch die Einwirkung von organischen Säuren erhalten auch etwas dickere Gewebsstücke die hinreichende Durchsichtigkeit und behalten davon trotz eines etwas längeren Verbleibens in Goldchlorid mehr, als sonst. Dann war aber das Object beim Einführen des Goldsalzes in das Gewebe bereits fixirt, allerdings in keiner Weise, welche den bei der Nachvergoldung erwünschten Charakter der Tinction sichern könnte. Dazu sind Fixirungsmittel im engeren histologischen Sinne nöthig, nämlich solche, die das Eiweiß coaguliren. In diesen büßen aber die Objecte ihre Durchsichtigkeit erst recht ein, so dass das Object entweder eine dünne Membran sein oder aus dünnen Fasern bestehen oder aber vor der Vergoldung iu dünne Schnitte zerlegt werden muss.

Was Puncto a des Verfahrens die Goldsalzlösung anbelangt, so gebrauchte ich früher mit dem besten Erfolg eine 1procentige Lösung von Aurum chloratum fuscum in Krystallen in destillirtem Wasser. In der neuesten Zeit wollte mir aber das Präparat, welches ich von Merck unter dem Namen Aurum chloratum fuscum (sollte $AuCl_3$ oder $AuCl_3 + 2H_2O$ sein?) bekam, keine guten Resultate geben. Dagegen befriedigt mich Aurum chloratum flavum stets sehr gut. Das Aurum chloratum flavum (das Chlorwasserstoff-Goldchlorid, $AuCl_4H + 4H_2O$ nach Thomsen?) scheint weniger verschieden im Handel vorzukommen und desshalb ist es im Allgemeinen vorzuziehen. Jedenfalls sind wir in dieser Beziehung noch immer zu sehr in den Händen der chemischen Fabriken.

Die Lösung kann ganz gut am Lichte stehen, so lange kein Object darin ist. Organische Stoffe bewirken einen Niederschlag von metallischem Gold und dadurch Schwächung der Solution. Die Lösung des Chlorwasserstoff-Goldchlorids ist im Allgemeinen weniger veränderlich und bleibt länger brauchbar.

Die Quantität der Lösung für jedes Objectstück braucht nicht größer zu sein, als es die nothwendige mäßige Saturirung der Gewebe mit dem Goldsalze, welches von der Lösung entzogen wird, erfordert. Die Anfangs strohgelbe Lösung kann durch ein eingelegtes zu großes Object binnen Kurzem ganz farblos gemacht werden: das Goldsalz wird von dem Gewebe aufgenommen und festgehalten und das Wasser allein zurückgelassen. Ein etwa 10mal so großes Volum wie das des Objectes dürfte stets genügen. Durch Obiges ist aber auch die Frage nach der wiederholten Brauchbarkeit der Lösung beantwortet: sie ist so lange brauchbar, wie sie noch intensiv gelb ist, und ist sie während des Verbleibens eines Objectes in ihr noch vor der nothwendigen Einwirkungsdauer ganz verblichen, so muss sie durch eine frische Lösung ersetzt werden.

Auch die Einwirkungsdauer ist durch die Thatsache bestimmt, dass die Gewebe nicht einfach von der Goldsalzlösung durchtränkt werden, sondern das Goldsalz in sich aufspeichern, und zwar können sie viel mehr davon aufspeichern, als es im gegebenen Fall, in Folge ihres Undurchsichtigwerdens, zum Gelingen der Tinction vortheilhaft wäre. Das Gewebe kann sich mit Goldsalz überladen, und dann genügt die mögliche Intensität der Durchlichtung nicht, um das Salz vollkommen in den tingirenden Stoff umzuwandeln, sondern es wird unmittelbar zu pulverigem Gold reducirt, welches sich auf und in dem Object niederschlägt und zur Imprägnirung, aber dabei zum Hervorrufen von künstlichen Structuren führen kann. Je größer die Beladung des Gewebes, eine um so intensivere und vollkommene Durchlichtung von beiden Seiten ist erforderlich; kann sie aber ohne schädliche Nebenwirkungen, wie zu hohe Temperatur (s. weiter unten), erreicht werden, so wird eine um so intensivere und dennoch sehr differenzirte Tinction das Resultat sein. Dünne Schnitte können also gerade von einer gewissen Menge von Goldsalz in den Gewebsbestandtheilen richtig saturirt sein, während dieselbe Menge bei dickeren Objecten, ja schon bei weniger dünnen Membranen eine Überladung bedeuten würde. Ja, dünnen Schnitten muss man auch durch längeres Eintauchen Gelegenheit geben, möglichst viel Goldsalz in sich aufzuspeichern, denn in dem bei der Reduction nothwendigen Wasserquantum löst sich das Goldsalz wieder und würde aus dem Gewebe ausgelaugt werden, bevor sich dort von dem nicht mehr entfernbaren Farbstoff genug für die gute, intensive Tinction namentlich des Leitenden gebildet hat.

In Betreff der Art und Weise, wie das Object in die

Goldsalzlösung einzutauchen ist, muss bemerkt werden, dass letztere auf frische Gewebe eine sehr starke, auf fixirte eine geringere, aber doch in Betracht zu ziehende contrahirende Wirkung ausübt. Längliche Objecte, die sich nicht zusammenziehen und krümmen sollen, müssen an beiden Enden festgesteckt oder gebunden, Membranen ausgespannt, Schnitte auf dem Objectträger fixirt werden etc. Die Vorrichtungen zu diesen Zwecken seien derart, dass man das Object sammt ihnen zum Durchlichten hinstellen kann und nicht genöthigt ist, damit nach dem Goldbade viel zu manipuliren. Membranen z. B. spanne ich zwischen Glasringen oder auf Rahmen aus weißem Lindenholz u. dergl. aus, und nicht auf Platten, die den Zutritt des Lichtes nur von einer Seite gestatten. Zu stark darf man das Object vor dem Einlegen nicht spannen, weil dann die oft schon im Goldchlorid, aber sicher in der Säurelösung (im ersteren durch Schrumpfung, in der letzteren durch Quellung) eintretenden Contractionen zum Durchreißen der Membranen oder dergl. führen. Diese lasse man lieber etwas locker, in der Säurelösung werden sie sich schon spannen.

Puncto b ist zunächst das Medium, in welchem man das Object aufstellt, zu besprechen. Ich nehme stets eine 1procentige Lösung von Ameisensäure in destillirtem Wasser, und zwar von der concentrirtesten, krystallisirbaren Ameisensäure (spec. Gewicht 1,223), weil ich damit, ich weiß noch selbst nicht wesshalb, auch bei der Vorvergoldung bessere Resultate bekam, als mit einer schwächeren, von geringerem specifischem Gewicht. Und doch glaube ich, ist die Rolle der Säure bei der Vorvergoldung lediglich einerseits ein Durchsichtigmachen oder das Erhalten der Durchsichtigkeit des Objectes, ohne die Umwandlung des Goldsalzes in den tingirenden Farbstoff zu beeinträchtigen, die auch in destillirtem Wasser vor sich gehen würde; andererseits dient sie dazu, um zu verhindern, dass das Wasser während des stets lange dauernden Durchlichtens alkalisch werde, was durch Löslichkeit des alkalischen Glases (z. B. des Objectträgers) oder aus anderen Ursachen erfolgen könnte. Eine alkalische Reaction des Wassers während des Durchlichtens bedingt aber eine sofortige Reduction des Goldsalzes zu pulverigem Golde und entzieht so der Bildung des tingirenden Farbstoffes das Substrat. Von anderen Säuren beeinträchtigt auch Essigsäure und Citronensäure an und für sich nicht die Tinction; Essigsäure schadet aber, wenn sie dieselbe Aufhellung bewirken soll, den Geweben mehr, und Citronensäure bewirkt eine

zu geringe Aufhellung. Aus Obigem folgt nun: je dicker das Object, um so mehr Ameisensäure ist zur nöthigen Aufhellung erforderlich; dem ist aber durch die bald eintretende zu starke Quellung, welche für meine Zwecke meist nachtheilig war, eine Grenze gesetzt. Durch die Quellung nehmen faserartige Gewebsbestandtheile, namentlich Muskelfasern, an Volum zwar zu, aber sie verkürzen sich sehr beträchtlich, und eine Folge davon ist, dass z. B. zu stark ausgespannt gewesene Muskelmembranen (Darmwand von *Pontobdella*) durchreißen und sich zusammenrollen. Und dadurch werden die Bedingungen der Belichtung auch ungünstig.

Die Quantität des sauren Wassers soll nicht zu gering sein, denn sonst verleiht ihm das aus dem Object zum Theil austretende Goldsalz eine verhältnismäßig große Concentration, und das metallische Goldpulver schlägt sich durch die Einwirkung des Lichtes zu sehr in der Nähe des Objectes, ja, sehr oft auf demselben nieder. Ist die entstehende Goldlösung dagegen sehr diluirt, so erscheint zunächst eine violette Farbwolke (das AuO von Berzelius?), welche in Folge ihrer Schwere sich vom Object entfernt und sich erst weit davon zum Goldpulver umwandelt. Dazu muss im Gefäß natürlich genug Platz sein. Zu groß wird die Quantität des sauren Wassers eigentlich nie, wenn das Object darin ruhig steht. Das vom Gewebe aufgespeicherte Goldsalz wird nämlich durch das Wasser dort Anfangs zur concentrirtesten Lösung, die vom Goldsalz in Wasser nur möglich ist, umgewandelt, und diese wird durch Einwirkung des Lichtes zu einer concentrirten Lösung jenes purpurnen Farbstoffes umgestaltet, welcher nun von den Geweben allmählich aufgenommen, richtiger behalten und gebunden, beziehungsweise zu intermoleculär vertheiltem Golde reducirt wird. Es ist nicht zu vermeiden, dass ein Theil davon die Gewebe verlasse, ehe ihn diese festhalten können; aber wenn man das Object in viel Wasser herumbewegt, so wird davon leicht zu viel ausgeschwemmt, und es kann zwar eine mehr oder weniger intensive Tinction entstehen, aber das Leitende wird sicher nicht differenzirt. Dazu muss sich übrigens das Leitende schon vor dem Einführen des Goldsalzes in einem Zustande befinden, welcher es befähigt, das Goldsalz fester und in größerer Menge, vielleicht in einer anderen Form, an sich zu binden, als es dies im frischen Zustande, bei der Vorvergoldung thun kann. Und in diesen Zustand wird es durch gewisse Fixirungen gebracht.

Das Hinstellen des Objectes im sauren Wasser geschehe immer in der Weise, dass es den Lichtstrahlen, diffusen oder directen

Sonnenstrahlen, möglich sei, es von allen Seiten durchzudringen. Membranen dürfen zum Beispiel nicht auf einer undurchsichtigen, sei es auch weißen Unterlage befestigt sein, und, wenn sie etwa am Boden des Glasgefäßes liegen, so darf dieses selbst nicht auf einem undurchsichtigen Gegenstand stehen. Meist nehme ich irgend eine weiße Unterlage, stelle darauf eine umgekehrte Glasschachtel oder eine höhere Glasdose und auf diese das Gefäß, worin sich das Object befindet. Noch besser ist es, als Unterlage eine Spiegelplatte zu benutzen. Membranen und dergleichen spanne ich, wie gesagt, schon vor dem Einlegen in die Goldsalzlösung über einem Holzrahmen aus, den ich aus dünnen Holzstreifen, die mit Cactusstacheln zusammengenagelt sind, in einigen Minuten immer ad hoc in den nothwendigen Dimensionen verfertige. Den Rahmen lasse ich, mit dem Object nach unten, auf dem sauren Wasser schwimmen, damit auch die Flüssigkeit von beiden Seiten ungehindert heran kann. Die Nähe der Oberfläche des Wassers erlaubt auch den Zutritt des Oxygens der Luft, was beim Vorvergolden eventuell von Vortheil sein kann. Die Objectträger werden mit den Schnitten in Glascylindern aufgestellt (s. weiter unten).

In Betreff des Durchlichtens trachte man danach, so viel Licht, wie bei geringer Temperaturerhöhung des Wassers nur möglich, einwirken zu lassen. Je höher bei einer gegebenen Lichtmenge die Temperatur, welcher das Object gleichzeitig ausgesetzt ist, um so eher fängt es zwar an eine rothe Farbe anzunehmen, welche bis zu einem gewissen Grad immer dunkler wird, aber einerseits geht der violette Farbstoff, der als eine Wolke im Object und um das Object entsteht, zum Theil sofort in einen pulverigen Zustand über, und andererseits kann auch der Theil, welcher von den Geweben als solcher zurückgehalten wird, nicht die richtige Tinction bewirken. Bei einer je niedrigeren Temperatur der Farbstoff entsteht, um so sicherer wird er, wenn er in genügender Menge entsteht, die richtige Tinction hervorrufen. Aber je niedriger die Temperatur, um so langsamer entsteht er, um so mehr Goldsalz kann also aus dem Object durch das saure Wasser ausgelaugt werden, ohne die Zeit gehabt zu haben, sich im Gewebe in den Farbstoff umzuwandeln. Ich kenne nur ein einziges Mittel, welches die Umwandlung in allen Fällen ohne nachtheilige Nebenwirkungen beschleunigt, und das ist die starke Belichtung. Je niedriger also die Temperatur, um so stärkere Belichtung ist nöthig. Am einfachsten erhält man die besten Bedingungen, wenn man das Object an einem klaren Wintertage an ein günstig gelegenes Fenster,

oder zwischen zwei Fensterläden (bei 10—15° C.) an die Sonne stellt und dafür sorgt, dass es bis zum Sonnenuntergang nicht in Schatten kommt. Im Hochsommer kann diffuses Tageslicht im Freien oder in möglichster Nähe des Fensters genügen. Ja, meist werden die directen Sonnenstrahlen des Sommers eine zu große Erwärmung des Objectes verursachen und sind desshalb lieber zu vermeiden. Man gebe darauf besonders Acht, dass hinter den beschienenen Glasflächen kein Luftraum sich im Gefäß mit dem Object befinde, besonders, dass man auf ein nicht ganz volles Gefäß bei warmem Wetter an der Sonne nicht einen Glasdeckel auflege. In Neapel haben die Sonnenstrahlen des Sommers die Temperatur des Wassers in solchen Fällen bis auf 60° C. erhöht. Bei einer solchen Temperatur kann aber nie eine gute Tinction entstehen; 20° C. ist das Maximum, wobei directe Bestrahlung noch ein gutes Resultat geben mag.

Durch Zutritt des Oxygens der Luft darf die Tinction nur bei der Vorvergoldung, wo ja doch keine Differenzirung des Leitenden zu erwarten ist, beschleunigt werden. Die damit leicht sich verbindende Gefahr, das Goldsalz aus dem Gewebe vorzeitig auszuspülen, umging ich in der Weise, dass ich das Object entweder auf der Oberfläche des sauren Wassers in einem ganz vollen Gefäß schweben ließ, oder es in einer feuchten Kammer bei oftmaligem Lüften mit dem sauren Wasser von Zeit zu Zeit bloß befeuchtete. Bei directer Bestrahlung durch die Sonne ließ sich eine nachtheilige Erhöhung der Temperatur in der Kammer nur in der kühlen Jahreszeit vermeiden. Ein künstliches Zuführen von Oxygen in einer anderen Weise habe ich noch nicht versucht.

Die Dauer der Belichtung darf nie zu kurz sein; zu lange kann sie nicht werden, da die weitere Belichtung der einmal schon entstandenen Tinction gar nichts schadet. Dem Verweilen des Gewebes im sauren Wasser wird indessen durch die allmählich immer größer werdende, je höher die Temperatur, um so auffälligere schädliche Wirkung der Säure auf die feinere histologische Beschaffenheit eine Grenze gesetzt. Länger als 24 Stunden lasse ich meine Objecte nur gelegentlich im Winter im sauren Wasser. Die Hauptsache ist, dass man das Object zu einer Stunde einlegt, wo direct auf das Einlegen in der kühlen Jahreszeit mindestens 8 Stunden, in der warmen mindestens 6 Stunden ununterbrochener Belichtung folgen können. Einlegen gegen Abend und Fortsetzen des Belichtens am anderen Tage würde in den allermeisten Fällen ein Misslingen der Tinction zur Folge haben.

Die Resistenz der einmal eingetretenen Goldtinction übertrifft die aller anderen Tinctionen. Sie ist gegen Licht, Luft, Säuren, Alkalien und so weiter ganz unempfindlich, verblasst aber sehr rasch in Lösungen, welche freies Chlor, Jod oder Brom enthalten. Man kann desshalb das Object mit allen nur wünschbaren Mitteln nachfärben, in alle Medien einschließen. Man kann es einer nachträglichen Maceration in allen üblichen Flüssigkeiten unterwerfen. Das Epithel der Darmwand von *Pontobdella* pflege ich nachträglich dadurch leicht abpräparirbar zu machen, dass ich das vergoldete Stück auf 24 Stunden in mein Säuregemisch (10—15 % Essigsäure, 10 % Salpetersäure in einem Gemisch von gleichen Theilen von Alkohol abs., Glycerin und destillirtem Wasser) und weiter ohne Auswaschen auf 24 Stunden in wenig 70procentigen Alkohol lege, dann in reinem Alkohol auswasche. In letzterem hebt sich das Epithel beinahe von selbst ab und bloß die Muskel- und Bindegewebsschicht bleiben als nunmehr sehr durchsichtige, dünne Membran zurück. Auch nach Macerirungen ist die Tinction ebenso unbegrenzt haltbar wie sonst.

Nach diesen allgemeinen Erörterungen kann ich die Art und Weise, wie ich die zwei Goldmethoden bei meinen obigen Untersuchungen angewandt habe, mit einigen Worten beschreiben.

b. Vorvergoldung: Specielles.

Das frische Object kommt im Dunkeln in eine 1procentige Lösung von Aurum chloratum flavum auf mindestens zwei Stunden, sehr dünne Membranen länger, bis über Nacht. Ohne vorheriges Auswaschen kommt es dann auf 24 Stunden in eine 1procentige Ameisensäurelösung und wird sofort in der Weise an das Licht gestellt, dass es die Lichtstrahlen von allen Seiten durchdringen können, und zwar vom Einlegen in die Ameisensäurelösung an mindestens 6—8 Stunden lang ununterbrochen. Nach der ersten Stunde kann man, wenn die Flüssigkeit dunkel geworden ist und daher viel Licht absorbirt, dieselbe durch eine frische Ameisensäurelösung ersetzen, indessen gebe man Acht, das Object so wenig wie nur möglich zu bewegen. Auswaschen der Säure ist nicht nöthig, schadet aber auch nicht. Einschließen direct in Gummisyrup oder concentrirtes Glycerin. Einschließen in Balsam verursacht durch das unvermeidliche Entwässern und die Behandlung mit einem Vormedium überflüssige Arbeit, und es ist nicht ausgeschlossen, dass dabei manche Gewebsbestandtheile etwas schrumpfen könnten.

Die charakteristische Reaction der Vorvergoldung tritt auch am

bereits länger todten, aber histologisch noch wenig geschädigten Object ein; ja man bekommt sie sogar, wenn man das Object behufs leichteren Zerlegens in gehörig dünne Theile tagelang in Drittelalkohol macerirt hat. In dieser Weise isolirte Plättchen des elektrischen Organs von *Torpedo* ließen eine auffallend schöne Vergoldung der Endverästelungen der Nerven zu.

c. Nachvergoldung: Specielles.

Fixiren in Sublimat oder Sublimatalkohol: ganze Thiere oder größere Stücke bleiben in Sublimatalkohol 16—24, dünne Membranen 4—5 Stunden, in Sublimat höchstens halb so lang[1]. Entfernung des Sublimats aus den Geweben. Objecte, die, auch ohne in Schnitte zerlegt zu werden, genug dünn sind, um auch fixirt

[1] Dieses Verfahren ist in erster Linie für Wirbellose festgestellt. Bei Wirbelthieren kann man die fixirende Wirkung des Osmiumtetraoxyds auf die Markscheiden und auch auf die Neurofibrillen nicht entbehren, aber ebenso wenig die des Sublimats, welches die Neurofibrillen am besten zur specifischen Schwärzung durch das Gold disponirt. Desshalb benutze ich ein Gemisch von gleichen Theilen einer 1procentigen Osmiumtetraoxydlösung und einer concentrirten Sublimatlösung in $^1/_2$procentiger Kochsalzlösung. Nur diese beiden Lösungen werden vorräthig gehalten und unmittelbar vor dem Gebrauch mit einander gemischt. Es ist von größter Wichtigkeit, die Schwärzung des Gewebes durch das Osmium möglichst zu vermeiden. Desshalb geschehe die ganze Procedur vom Einlegen des Objectes in die Fixirungsflüssigkeit bis zum Einbetten in Paraffin bei sorgfältigem Abschluss des Lichtes. Eine gewisse Bräunung ist indessen nie zu vermeiden; natürlich betrifft diese in erster Linie das Myelin. Bei den Wirbellosen ist aber das Myelin (bald reichlich, bald allerdings sehr spärlich) in der Regel in den leitenden Bahnen gleichmäßig vertheilt und nicht auf gesonderte Hüllen, wie die Markscheiden, beschränkt. Enthält die Interfibrillärsubstanz viel Myelin, so verdeckt letzteres, wenn es von Osmium gebräunt wird, wie in den sensorischen Bündeln der Hirudineen und von *Lumbricus*, die leitenden Primitivfibrillen. Je weniger nun in den betreffenden Elementen des Wirbelthier-Nervensystems Ähnliches der Fall ist, um so mehr Aussicht kann man auf eine scharfe Differenzirung des Leitenden haben. Günstig sind demnach z. B. die dicken Nervenfasern mit Markscheide, bei welchen die Neurofibrillen des Achsencylinders in vollkommen myelinloser Interfibrillärsubstanz eingebettet sind, nur müssen die Schnitte dünner sein, als der halbe Durchmesser der Nervenfasern, wenn es sich um Längsschnitte von Nerven handelt. Günstig sind auch die großen Ganglienzellen des Rückenmarks von *Lophius*, Kalb etc., sie erfordern aber schon einen sehr sorgfältigen Abschluss des Lichtes während der ganzen Procedur, bei Celloidineinbettung sogar während dieser. — Leider können die zu fixirenden Stücke nicht gut dicker als 1 mm sein (dünne Scheiben des Rückenmarks, dünne Nerven, kleine Ganglien etc.). Einwirkungsdauer mindestens 24 Stunden. Auswaschen in oft erneutem H_2O bis 12 Stunden, dann in wässriger Jodjodkaliumlösung (1% KJ und $^1/_2$% J) 12 Stunden. Weiter, wie nach einfacher Sublimatfixirung.

durchsichtig zu sein, bringe man gar nicht in Alkohol, sondern entferne das Sublimat nach tüchtigem Ausschwenken in destillirtem Wasser mit einer Jodjodkaliumlösung in Wasser (1 % KJ und $^1/_2$ % J). Sonst nach dem 6—8 stündigen Auswaschen in öfters erneuter wässriger Jodjodkaliumlösung Übertragen unmittelbar in starken (95procentigen oder stärkeren) Alkohol bis über Nacht, weiteres Entfernen des Sublimats aus den Geweben in einer alkoholischen Lösung von Jod und Jodkalium ($^1/_2$ % J und 1 % KJ in 95procentigem Alkohol) bis das Object durch und durch gelb geworden ist, Entfernen des Jodjodkaliums durch Alkohol absolutus, welcher gleichzeitig zum Entwässern dient, Vorbetten für Paraffin in reines Chloroform (oder 4 Theile Chloroform und 1 Theil Äthyläther). Oder Einbettung in Celloidin. Der Celloidinblock ist, wenn er nicht sofort geschnitten wird, in Glycerinleim aufzubewahren. — Aufkleben der Paraffinschnitte auf den Objectträger mit destillirtem Wasser oder Eiweißwasser, der Celloidin-Schnitte nach meiner Bergamottöl-Methode. Entfernen des Paraffins mittels Chloroform. Die durch die sonst üblichen Medien in destillirtes Wasser gebrachten Schnitte bleiben dort mindestens zwei, höchstens sechs Stunden. Oder man stellt sie nach Abspülen in H_2O in die 1 procentige Ameisensäurelösung auf 1 Minute, spült sie wieder gut in H_2O ab und kann sie sofort weiter behandeln. Hineinstellen der Objectträger in Tuben in die 1procentige Lösung von Aurum chloratum flavum auf 24 Stunden, mindestens über Nacht. Kurzes Eintauchen in destillirtes Wasser nach dem Goldchlorid oder Abwischen des letzteren mit Filtrirpapier vom Glase (nicht von den Schnitten), nicht längeres Auswaschen. Etwas schräges Aufstellen der Objectträger, je einen in einem Glastubus voll mit 1procentiger Ameisensäurelösung, in der Weise, dass die Schnitte nach unten sehen. Allseitige Durchlichtung bei möglichst intensivem Lichte und möglichst geringer Temperaturerhöhung. Nach beendeter Belichtung oder erst nach 24 Stunden Abwischen des etwaigen Goldniederschlages, welcher so nur auf die Rückseite des Objectträgers beschränkt ist, mit einem Tuch, Abspülen in destillirtem Wasser, Einschluss des Präparates in der üblichen Weise in Balsam, oder direct in concentrirtes Glycerin oder Gummisyrup. Eventuell vorher noch Nachfärben in beliebiger Weise, am besten in irgend einer kernfärbenden Hämateïnlösung.

Folgende Bemerkungen über die einzelnen Phasen des Verfahrens dürften von Nutzen sein.

In Betreff der Fixirung sei bemerkt, dass bei Wirbellosen

Sublimat (concentrirte Lösung in $^1/_2$ procentiger Kochsalzlösung) und Sublimat-Alkohol (obige Sublimatlösung und Alkohol absolutus zu gleichen Theilen) zwar für das Leitende selbst die besten Resultate giebt, aber wo man viel auf die Erhaltung der äußeren Zellformen zu sehen hat, auch Sublimat-Osmiumtetraoxyd (obige Sublimatlösung und 1 procentige Osmiumtetraoxydlösung zu gleichen Theilen) zu empfehlen ist. Die Einwirkungsdauer sei dieselbe, aber man wasche nachher mindestens 6 Stunden lang in fließendem Wasser, und die sonst ganz gleiche weitere Behandlung bis zum Einbetten geschehe bei möglichstem Abschluss des Lichtes, damit sich das Somatoplasma möglichst wenig bräune. Bei Wirbelthieren ist Sublimat-Osmiumtetraoxyd meist vorzuziehen (s. die Anmerkung zu pag. 729). Fixirungen mit anderen Mitteln gestatten die Differenzirung des Leitenden durch Nachvergoldung entweder gar nicht oder wenigstens viel unvollkommener. Auch heiße Sublimatlösungen sind, mit Ausnahme von *Ascaris*, bei meinen Objecten ganz unbrauchbar gewesen. Übrigens sind meine Versuche mit anderen Fixirungsmitteln noch nicht beendigt.

Durch das Sublimat werden die Neurofibrillen in einen Zustand gebracht, welcher ihnen sonst in der Regel nicht eigen ist und sie befähigt, das Goldsalz in sich dermaßen aufzuspeichern und so festzuhalten, dass bei der Umwandlung desselben in den tingirenden Stoff (das purpurne AuO?) auch von diesem sich eine viel größere Menge als sonst in den Geweben festsetzt (und vielleicht in Goldmetall in intermoleculärer Vertheilung verwandelt).

Dieses Resultat ist unter Umständen auch ohne eigentliche Fixirung zu erreichen, und dann bewahren die Gewebe trotz der äußerst scharfen Differenzirung des Leitenden den Charakter der Vorvergoldung. Das dazu nöthige Verfahren ist sehr heikel, und ich habe es selbst noch nicht sicher in der Hand, wesshalb ich es auch vorläufig noch nicht veröffentlichen will. Fig. 10 und 11 Taf. 28 sind nach einem solchen Präparat gezeichnet. Ich besitze mehrere schon seit über 10 Jahren und habe sie wiederholt sowohl verschiedenen Fachgenossen, als auch auf dem 3. Zoologencongress öffentlich demonstrirt, überdies stehen sie Jedem, der sie sehen will, jeder Zeit zur Verfügung.

Übrigens behalten die Neurofibrillen den durch Sublimatfixirung hervorgebrachten günstigen Zustand für ihre Differenzirung in flüssigen Medien nicht gar lange. Desshalb darf das ganze Verfahren vom Fixiren an bis in die nicht mehr flüssige Einbettungsmasse, Paraffin oder Celloidin, nur so kurz dauern, wie es bei Siche-

rung des guten histologischen Erhaltens, der richtigen Entfernung des Sublimats und der tadellosen Einbettung nur möglich ist. Je rascher und dabei in je besserer Erhaltung man das Object in die Einbettungsmasse bringen konnte, um so vollkommener die Nachvergoldung. Das in Paraffin eingebettete Object kann unbegrenzt aufbewahrt werden; würde man dagegen nach Celloidineinbettung den Celloidinblock mit dem Object, wie üblich, in Alkohol aufheben, so würde dieses die Tingirbarkeit des Leitenden bald einbüßen. Desshalb hebe ich ihn in Glycerinleim auf. Er wird in Wasser abgespült und in eine beliebig dicke Lösung von Glycerinleim gelegt; wenn diese bei gewöhnlicher Temperatur nur erstarrt, ist sie schon dick genug. Kleine Stückchen Thymol auf den Leim gelegt, verhüten die Schimmelbildung, die an der Oberfläche der Gelatine rasch einzutreten pflegt. Man nimmt das Object bloß unmittelbar vor dem Schneiden heraus, indem man den Leim (nach Entfernen der Thymolstückchen) durch gelindes Erwärmen flüssig macht, und wäscht es in lauem Wasser etwas ab. Man braucht es nicht erst in Alkohol zu bringen, sondern kann es mit dem mit 95 (sonst gewöhnlich 93)procentigem Alkohol befeuchteten Messer sofort gehörig dünn schneiden. — Xylol und andere Vormedien der Paraffineinbettung sind zu vermeiden, nur Chloroform, höchstens mit etwas Äther versetzt, ist zu brauchen.

Die für die Differenzirung des Leitenden günstigste Schnittdicke ist im Allgemeinen 7—10 μ; bei 15 μ wird die Tinction meist zu dunkel, bei 5 μ meist schon zu hell, und die Neurofibrillen schwärzen sich im letzteren Fall nur dann genügend, wenn die die Schwärzung bewirkende Energie-Constante (s. w. u.) sehr genau getroffen wurde, und die einzelnen Componenten der Constante gerade im günstigsten Verhältnis zur Wirkung kommen. Je dünner der Schnitt, um so größer ist besonders die Gefahr, dass das Goldsalz aus dem Gewebe zu sehr ausgelaugt wird, bevor noch die Tinction des Leitenden erfolgen kann.

Von allen Medien, mit welchen das Object, bis die Schnitte in die Goldsalzlösung gestellt werden können, in Berührung kommt, ist destillirtes Wasser in unserem Fall am wenigsten schädlich. Das Verweilen in allen muss möglichst kurz sein; nur in destillirtem Wasser müssen die Schnitte verhältnismäßig lange verbleiben, und zwar, wie es mir scheint, desshalb, damit die Neurofibrillen etwas aufgeweicht und dem Goldsalze zugänglicher werden. Dieses Aufweichen wird, wie gesagt, durch Eintauchen in Ameisensäure-Wasser

auf eine Minute sehr beschleunigt. Bei kleinen Objecten entferne ich auch das Sublimat bloß durch die wässerige Jodjodkaliumlösung.

Die Glastuben, die ich zum Aufstellen der Objectträger beim Belichten am vortheilhaftesten fand, sind nur etwas höher als letztere und so weit, dass sie in ihnen bis zu etwa 70° schräg stehen können. Meine Tuben fassen 100 ccm. In jedem darf nur ein Objectträger aufgestellt werden. Würden die Schnitte auf dem schrägen Objectträger nach oben schauen, so könnte sich die entstehende Farbwolke durch Hinuntersinken im Wasser von den Schnitten nicht entfernen, und das Goldpulver, welches aus ihr entsteht, würde sich auf die Schnitte setzen. Dies wäre, wie leicht einzusehen, auch dann noch nicht vermieden, wenn der Objectträger vertical stünde. Und endlich würde das Zubodensinken der Farbwolke auch dann verhindert werden, wenn sie auf die Rückseite eines ebenfalls schräg nebenan, obwohl in Folge einer Glasleiste am Boden des Tubus zwischen den Objectträgern durch einen kleinen Zwischenraum getrennt stehenden anderen Objectträgers fiele. Der Winkel, welchen der Objectträger mit der Verticallinie bildet, ist an und für sich gleichgültig.

In Betreff der Belichtung ist die sofortige und mindestens 6 (im Sommer) bis 8 (im Winter) Stunden ununterbrochen fortdauernde Einwirkung der Lichtstrahlen von beiden Seiten des Objectträgers von noch größerer Wichtigkeit als beim Vorvergolden, denn nur unter dieser Bedingung kann man sicher auf die Differenzirung des Leitenden rechnen. Auch das Vermeiden einer Temperatur über 20° C. ist hier von ganz besonderer Bedeutung. Aber auch unterhalb dieser Grenze müssen die zur Wirkung kommende Lichtenergie und Wärmeenergie und die chemische Energie des sauren Wassers zusammen eine Constante von Energie ergeben, die die richtige Umwandlung des Goldsalzes in den tingirenden Stoff veranlasst. So erkläre ich mir wenigstens die Thatsache, dass bei niedriger Temperatur directes Sonnenlicht unerlässlich, bei höherer schon eher schädlich, und von einer gewissen Temperatur an überhaupt nur diffuses, aber unvermindertes Tageslicht brauchbar ist, und andererseits zu geringes Licht und niedrige Temperatur bis zu einem gewissen Grade durch größeren Säuregehalt des Wassers compensirt werden können. Die Wirkung der Lichtstrahlen liefert aber schon in ganz minimaler Tiefe des Objectes in keinem Falle mehr die nöthige Energie, und desshalb muss man ihnen sogar bei nur 10 μ dünnen Gewebsschichten von beiden Seiten directen Zutritt verschaffen, damit die Lichtwirkung sich auf die ganze Dicke erstrecke.

Möglich, dass diese Art und Weise, wie ich meine Erfahrungen beim Vergolden deute, falsch ist; momentan sehe ich aber keine andere Erklärung der Thatsachen. Manche habe ich in meinen früheren Mittheilungen über die Goldmethode anders gedeutet. So z. B. glaubte ich mich durch meine früheren Misserfolge bei gewissen Thieren zur Annahme veranlasst, dass diese für die Nachvergoldung a priori weniger günstig seien. Nun weiß ich, dass sie nur desshalb so schienen, weil ich mein Material von ihnen in Alkohol aufbewahrte und sie zu vergolden versuchte, als sie dazu durch die Einwirkung des Alkohols ungeeignet geworden waren. Andere Objecte erwiesen sich im Gegentheil desshalb als so sehr geeignet, weil ich sie sofort weiter behandelte und nicht erst in Alkohol stehen ließ.

Neapel, im Sommer 1896.

Erklärung der Abbildungen
auf Tafel 23—32.

a. Allgemeine Erklärung.

Sämmtliche Figuren sind, mit Ausnahme von Figur 5 und 6, Tafel 32 mit dem Abbe'schen Zeichenapparat bei, wo nicht anders angedeutet, ganz genauer Verfolgung der Linien verfertigt. Das mikroskopische Bild wurde dazu, mit Ausnahme für die nicht gefärbten Contourlinien in den Methylenblaupräparaten, durch den vollen Beleuchtungskegel eines Abbe'schen Condensors von 1,40 Apertur belichtet, und nur das gezeichnet, was bei dieser Beleuchtung in Folge der durch die Behandlung verliehenen Färbung scharf hervorgetreten ist. Ungefärbte und nur bei Verminderung der Apertur des Beleuchtungskegels hervortretende Gebilde wurden beim Zeichnen nicht berücksichtigt, ausgenommen die erwähnten Contourlinien in Methylenblaupräparaten, die für die Orientirung im Ganglion unentbehrlich sind und erst bei gedämpfter Beleuchtung zeichenbar werden. Hingegen ist in der Regel nicht Alles gezeichnet, was bei voller Beleuchtung im mikroskopischen Bild noch so deutlich hervortritt, sondern bloß das, auf dessen Illustration es gerade ankam. Schematisirt wurde, mit der obigen Ausnahme, nichts, so dass die Zeichnungen, als objective Wiedergabe von Thatsachen, Anspruch darauf machen können, an Stelle der Präparate als Belege zu dienen. Zur Darstellung kamen mikroskopische Bilder nach Vorvergoldung (*Vvg.* s. pag. 728), Nachvergoldung (*Nvg.* s. pag. 729—734), Hämateïntinction (*Hüm.* s. pag. 712—718) und Methylenblautinction (*Meth.* s. pag. 712); einige anderswie gewonnene Bilder sind an betreffender Stelle besonders erläutert. *Ce* Celloidineinbettung, *Pa* Paraffin, *Cb* Canadabalsam, *Gly* Glycerin, *Gsy* Gummisyrup.

Die dunkelsten, tief schwarzen, stets scharf gezeichneten Linien und Punkte sind, dem mikroskopischen Bilde entsprechend, die Längs- oder Quer-

schnittbilder der Neurofibrillen. Alle anderen Linien sind in den nicht farbigen Figuren gemäß der geringeren Intensität der Tinction und ihrer weniger scharfen Zeichnung im mikroskopischen Bilde in einem mehr oder weniger dunklen grauen Ton gehalten. Nur in den Methylenblaubildern sind die Neurofibrillen weniger dunkel als sonst gezeichnet, es sind aber stets härtere und schärfere Linien, als die sonstigen Elemente des Bildes.

b. Erklärung der Zeichen und Buchstaben.

Q bedeutet Querschnitt oder quer, *L* Längsschnitt oder längs, *Ta* tangentialen Schnitt oder tangential in Bezug auf die Achse des betreffenden Nerven, der Zelle oder des Organs selbst, *Tr* transversale, *Sa* sagittale, *Fr* frontale Richtung des Schnittes in Bezug auf das ganze Thier. Eine arabische Zahl mit μ dahinter ist die Schnittdicke in Mikromillimetern.

Folgendes ist die Bedeutung der Buchstaben bei den Figuren. Hier nicht aufgezählte suche man in der Erklärung der einzelnen Figuren.

acy Achsencylinder,
af Achsenfibrille, d. h. meist motorische Primitivfibrille in der Achse eines Ganglienzellenfortsatzes (des Stielfortsatzes der birnförmigen Ganglienzelle),
afo Achsenfortsatz, ein Theil des Fortsatzes oder ein Fortsatz einer Ganglienzelle, welcher direkt in einen peripherischen Nerven hinein zu verfolgen ist,
ag Außengitter, das äußere intracelluläre Neurofibrillengitter in den Ganglienzellen des Typus K von *Hirudo*,
äh äußere, bindegewebige Hülle eines Nerven, Connectivs oder Ganglions,
akk achromatisches Kernkörperchen,
an leitende Anastomose, hergestellt durch den Übergang einer Neurofibrille aus dem Neurofibrillengitter (oder Geflecht) einer Zelle in das einer anderen,
bg Bindegewebe,
bh bindegewebige Hülle,
big Binnengitter, das innere, perinucleäre Neurofibrillengitter in den Ganglienzellen des Typus K von *Hirudo*,
bk Bindegewebszellkern,
bk(wz) Kern einer bindegewebigen Zelle, wahrscheinlich einer wandernden Leukocyte in den Nervenfasern oder in ihrer Scheide,
bs Blutsinus,
cag Capillargefäß,
cfm centrale Fasermasse in den Bauchganglien,
cfpf cellulifugal leitende Primitivfibrille,
chkk chromatisches Kernkörperchen,
ci Cilie,
cl contractile Leiste einer Muskelfaser im Querschnitt,
Co das Connectiv (Längscommissur) des Bauchstranges,
Col das linke Connectiv,
Cor das rechte Connectiv,
com Connectivmuskel, Muskelfaser in der Neurilemmhülle des Connectivs,
cppf cellulipetal leitende Primitivfibrille,
cu Cuticula,
df Dendritfibrille, d. h. Neurofibrille eines Nebenfortsatzes der Ganglienzelle,
dglfod durchgehende Longitudinalfaser in der Dorsalschicht der centralen Fasermasse,
dglfov durchgehende Longitudinalfaser in der Ventralschicht der centralen Fasermasse,
drz Drüsenzellen,
dsche doppelte äußere Scheide des Nerven,
ep Epithelzellen, Epithel,
fre freie, intercelluläre Endverzweigung einer leitenden Primitivfibrille,
ga Ganglion,
gef Blutgefäß,
gg Grundgallerte verschiedener Gewebe,
gk Ganglienkapsel (Ganglienpacket), von

einer gemeinsamen Gliamembran umgebene Gruppe von Ganglienzellen,
gkllca die laterale Ganglienkapsel links in einem Bauchganglion caudal,
gkllro eine solche rostral,
gklrca die rechte caudal,
gklrro rostral,
gkmca die mediane Ganglienkapsel caudal,
gkmro rostral,
gkp Glaskörper der Retinazellen,
glb Gliabalken, hauptsächlich im Connectiv,
glf Gliafibrillen,
glg Gliagewebe,
glh Gliahülle, z. B. der Ganglienzelle,
grcfm Grenzlinie der centralen Fasermasse,
gsche Gliascheide der einzelnen Nervenfasern,
gz Ganglienzelle,
gzo radiär gestreifte Zone des Glaskörpers der Retinazellen,
h bindegewebige Hülle des Ganglions etc.
hnsl hinterer aus einem Bauchganglion entspringender Nervenstamm links,
hnsr ein ähnlicher rechts,
hwl Wurzel des aus einem Bauchganglion entspringenden hinteren Nervenstammes links,
hwr dieselbe rechts,
hzo helle Zone des Glaskörpers der Retinazellen,
ikp Innenkörper im Glaskörper der Retinazellen,
ischl intraganglionärer Schlitz zwischen der rechten und linken Hälfte und der vorderen und hinteren Quercommissur der centralen Fasermasse des Ganglions,
izo innere Zone im vorspringenden Somatoplasmahügel der Retinazellen von *Hirudo*,
k Zellkern überhaupt,
kgz Kern einer Ganglienzelle,
kk Kernkörperchen,
kzo Körnchenzone des Glaskörpers der Retinazellen,
lc Lymphcapillare, namentlich in der Epidermis,
lf linke Hälfte der Centralfasermasse des Ganglions,
lsp Lymphspalte, namentlich in den Nerven,
m Muskelfaser,
mf Muskelfibrille,
mgz motorische Ganglienzelle,
Ml Medianlinie. Der Pfeil daneben zeigt die rostrale Richtung,
mnf motorische Nervenfaser,
mns motorische Nervenspindel,
mpf motorische Primitivfibrille,
mu Muskel,
mugz mediane unpaare Ganglienzelle des caudalen medianen Ganglienpackets,
mye Myelinscheide,
n Nerv,
nb Nephridialblase,
ne Nerv,
nF der FAIVRE'sche Mediannerv des Bauchstranges,
nm Nervmuskel, d. h. Muskelfaser, in die Neurilemmscheide eines Nerven eingebettet,
nsb Sammelblase eines Nephridiums,
nsche bindegewebige Neurilemmscheide eines peripherischen Nerven,
oe Ösophagus, Lumen des Ösophagus,
p, *pig* Pigment, Pigmentzellen,
pf leitende Primitivfibrille, die Neurofibrille als anatomisches Individuum,
pnsi Perineuralsinus,
qpf quer getroffene leitende Primitivfibrillen, Neurofibrillen im optischen Querschnitt,
rf rechte Hälfte der Centralfasermasse des Ganglions,
rfi Radiärfibrillen, welche das Außengitter mit dem Binnengitter in den Ganglienzellen des Typus K von *Hirudo* verbinden,
sb sensorisches Bündel, die eine Art sensorische Nervenfaser,
sbl laterales sens. Bündel in der centralen Fasermasse eines Ganglions,
sbpl paralaterales daselbst,
sbpm paramedianes,
sc Subcuticularschicht der Epidermis,
sgz Ganglienzelle, welche sensorisch sein

dürfte oder früher von mir dafür gehalten wurde,
schek Scheidenkern, Kern in der Gliascheide der Nervenfasern,
sschl sensorischer Schlauch, die andere Art sensorische Nervenfaser, *a*, *b*, *c* die drei in den vorderen Nervenstämmen oder solche in den hinteren,
sschlhl sensorischer Schlauch des hinteren linken Nervenstammes,
sschlhr des rechten,
sschlvl des vorderen linken,
sschlvr des rechten,
Schw.k SCHWANN'scher Kern in Wirbelthier-Nervenfasern,
Schw.sche SCHWANN'sche Scheide,
siz epitheliale Sinneszelle,
snf sensorische Nervenfaser (sensorisches Bündel oder sensorischer Schlauch),
spf sensorische Primitivfibrille (leitende Primitivfibrille in einem sensorischen Bündel oder Schlauch),
spl Somatoplasma (der Ganglienzelle, Retinazelle etc.),
st Stielfortsatz einer birnförmigen Ganglienzelle,
sz Stütz-Epithelzellen in den Tastkegelchen,
u Umbiegungsstelle einer leitenden Primitivfibrille, überhaupt Neurofibrille, wo sie punktförmig (eventuell etwas angeschwollen) zu endigen scheint, indem sie ihr Querschnittbild zeigt,
vh vorspringender Somatoplasmahügel in den Retinazellen von *Hirudo*,
vnsl der linke vordere Nervenstamm, welcher aus einem Ganglion entspringt,
vnsr der rechte,
vwl Wurzel des vorderen linken Nervenstammes,
vwr des rechten,
zkn Kern einer Nervenzelle (nicht Ganglienzelle),
zpf Zweig einer leitenden Primitivfibrille,
zwh Zwischenhärchen im Flimmerepithel von *Anodonta*.

Nach Angabe der Vergrößerung — eine arabische Ziffer — bedeutet: 2 mm die apochromatische Ölimmersionslinse von 2 mm Äquivalentbrennweite und 1,40 numerischer Apertur von REICHERT, 3 mm eine eben solche von 3 mm Brennweite und 1,40 Apertur von ZEISS, $^1/_{12}$″ das so bezeichnete achromatische Ölimmersionssystem von ZEISS, 4 mm (8 mm, 16 mm) das apochromatische Trockensystem mit dieser Nummer von ZEISS, *Oc* mit nachfolgender arabischer Zahl das betreffende Compensationsocular von ZEISS; *T* bedeutet die Tubuslänge, *Z* die Höhe des oberen Ocularrandes über der Zeichenfläche beim Zeichnen mit der Camera.

Die Zahl in Klammern nach der Zeichenerklärung ist die Seitenzahl, wo die Figur im Text besonders besprochen wurde.

c. Erklärung der einzelnen Tafeln.

Tafel 23.

Sämmtliche Figuren *Nvg* von Schnitten und Nachfärbung in Hämateïnlösung I, 1, 2, 7—10 von *Hirudo*, 3—6 von *Aulastoma*; erstere in *Ce*, letztere in *Pa*, alle in *Cb*.

Fig. 1. Einige stärkere leitende Primitivfibrillen *L* in dem aufs physiologische Maximum gestreckten Connectiv (Mittelkörper, *Fr*). Das dunkle Längsfeld vor und hinter dem *zkn* (Connectivkern) bedeutet den protoplasmatischen Theil des *Cor*, das Somatoplasma der Nervenspindel (Nervenzelle), die das *Cor* in erster Linie hergestellt hat. Die *pf* I, II und III liegen nicht, wie die übrigen im Inneren des 10 μ dicken Schnittes, sondern auf der direct vom Messer getroffenen Fläche und wurden dadurch

zum Theil herausgerissen, ihre durchschnittenen Enden nach oben gekrümmt. — 1500: 3 mm, Oc. 18; *T*: 165 mm, *Z*: 174 mm. (pag. 522, 527, 540, 576).

Fig. 2. Sämmtliche sichtbare leitende Primitivfibrillen in *Q* in einem medialen Sector eines *Cor* (Präclitellarsomit *Tr*, 5 μ), gestreckt. Hier auch sämmtliche *glb* eingetragen. Sonst das Connectiv mit einigen besonders auffallenden *pf*, Hülle und Muskeln bloß skizzirt. — 1060: 3 mm, Oc. 18, *T*: eingeschoben, *Z*: 125 mm (pag. 542).

Fig. 3. Zwei stärkere (motorische) Primitivfibrillen *L* im *Col* (etwas *Ta* getroffen zwischen Somit VIII und IX) eines stark contrahirten Thieres (*Fr*, 10 μ, Vorderkörper). — 1500, wie bei Fig. 1 (pag. 521, 540).

Fig. 4. Leitende Primitivfibrillen *Q* und *L* im *Co Q*, etwas schräg. Stark contrahirtes Thier. (Vorderkörper *Fr*, 10 μ.) Von *pf*, *glb* und *glg* nur so viel und so weit eingetragen, als bei unveränderter Einstellung deutlich sichtbar, auch so nicht überall alle, doch ungefähr das Bild, welches bei gleich starker Differenzirung ein 2 μ dicker Schnitt geben würde. — 1500, wie bei Fig. 1 (pag. 521, 541).

Fig. 5. Skizze des VIII. und IX. Ganglions mit dem nur an einer Stelle *Ta* getroffenen Connectiv zwischen ihnen im Schnitt von Fig. 3, um die topographischen Verhältnisse der dort gezeichneten Stelle (beim * zwischen den zwei Linien) zu zeigen. *sgrl* seitliche Grenzlinie des Körpers. — 50: 16 mm, Oc. 4 (pag. 521, 540).

Fig. 6. Dasselbe 100 μ weiter ventrad in der Schnittreihe, um das Verhältnis des Stückes in Fig. 5 zum ganzen Connectiv zu zeigen. — Wie vor.

Fig. 7. Gemischter Nervenstamm *Q*. Dieselbe *Tr* Schnittreihe, wie Fig. 2 (5 μ). Der vordere linke Nervenstamm nach Abgabe von mehreren *mf* und *sb*. — 1500, wie Fig. 1 (pag. 526—529, 539, 559, 568).

Fig. 8. Rein sensorischer Nerv *Q*, im selben Schnitt. — 1500, wie vor. (pag. 539 etc.).

Fig. 9. Rein sensorischer Nerv *Q*, jedoch mit einzelnen besonders starken *pf*, im selben Schnitt. *B* Einstellung desselben Schnittes 4 μ tiefer als bei *A*. *pf* in *snf*1 eine und dieselbe Primitivfibrille im optischen Schnitt *A* bloß einmal, in *B* dreimal getroffen. *snf*2 in *A* noch unverästelt, in *B* in drei Äste getheilt. — 1500, wie vor. (pag. 529 u. 539 etc.).

Fig. 10. Kleiner, rein motorischer Nerv *Q*, im selben Schnitt. — 1500, wie vor. (pag. 532, 552).

Tafel 24.

Sämmtliche Figuren, mit Ausnahme von Figur 8, nach einem Methylenblaupräparat mit optischer Isolirung der *pf* durch Ammoniakeinwirkung (*Hirudo*), sind *Nvg*; Fig. 1—7 aus einer und derselben *Ce*-Serie, *Fr*, 10 μ, Mittelkörpersomit von *Hirudo*, gestreckt; Fig. 9, 10 ebenfalls *Fr*, *Pa*-Serie, 5 μ, *Lumbricus*. Mit Ausnahme von 8, *Cb*.

Fig. 1. Topographische Skizze eines Mittelkörperganglions und seiner Umgebung, in der Höhe, wo alle 6 *gk* getroffen. Derselbe *vnsrL* und, beim *, auch *Q*. Letztere Stelle in Fig. 5 gezeichnet. *muL* getroffen. *a* giebt die Lage der in Fig. 6, Taf. 28 gezeichneten *gz* wieder; *b* die *gz* von Fig. 5, *c* die der *gz*, welche aus dem folgenden Schnitt der Serie in Fig. 4 der Taf. 28 dargestellt ist. Sowohl *cg* im *bg* zwischen Darm und Längsmuskulatur, als auch die Bothryoidalgefäße *bog* bloß angedeutet. Bei *nb* liegt eine angeschnittene Nephridial-Sammelblase, bei *ho* ein

Hoden. Eine Stelle des Connectivs *co* in diesem Schnitte in Fig. 7. — 85 (pag. 595, 612—613).

Fig. 2. Dasselbe, 6 Schnitte (also 60 μ) weiter dorsad in derselben Serie (die Ebene der sensorischen Bündel *sb*). Die *mns** in Figur 3 und 4 gezeichnet. Eine Stelle des *cor* im selben Schnitt in Fig. 1, Taf. 23. — 85 (pag. 522).

Fig. 3. Motorische Nervenspindel *I* des *vnsr* in Fig. 2. Das Somatoplasma der Nervenzelle bloß um den Zellkern *zkn* herum angedeutet. Neben dieser Nervenspindel einige Primitivfibrillen in sensorischen Bündeln *sb*. Die Contouren der *mns* entsprechen einer Einstellung etwas über dem Niveau des *kk*; die dabei sichtbaren Äste *mnf* sind *a*, *b*, *d*, *e*. — *pfI* auf die Zeichenfläche projicirt, so weit im Schnitte enthalten; fehlende Strecken punktirt. Beim * Spaltung in zwei Schenkel. — 1500, wie bei Fig. 1 Taf. 23 (pag. 522, 576).

Fig. 4. Dieselbe Spindel; *zkn* und *pfI* bei ungefähr derselben Einstellung ganz eingezeichnet, die Contouren bei einer Einstellung unter dem Kern. Die dabei sichtbaren Äste *a*, *c*, *f*, *g*. — Auch einige andere Nervenfasern angedeutet. — Wie vor.

Fig. 5. Gemischter Nervenstamm *Q* (s. Fig. 1) noch vor der ersten Verästelung. Hauptsächlich zur Darstellung der Anordnung der verschiedenen Arten von Nervenfasern; die *mpf* alle und ganz genau. — 450: $^1/_{12}''$, Oc. 4, *T*: eingeschoben, *Z*: 151 mm (pag. 526, 552, 559, 568).

Fig. 6. Ein Ast des *hnsr,L* (derselbe Schnitt wie Fig. 1, aber eine dort nicht gezeichnete Stelle). Nicht die ganze Breite des Nerven gezeichnet. Zur Darstellung der *pf*, namentlich im *sschlL*. Die Interfibrillärsubstanz des *sschl* wurde in der Lithographie zu dunkel. — 450, wie vor. — *mpfI* aus demselben Schnitt desselben Nerven stärker vergrößert (pag. wie vor).

Fig. 7. Leitende Primitivfibrillen (im gestreckten *Co*, im etwas keilförmigen Schnitt tangential getroffen) durch das Messer etwas aus der Schnittfläche herausgehoben. Der schräg gekreuzte Verlauf der *glf* (*glb*). — 1500, wie oben (pag. 522, 540).

Fig. 8. Ein Stück des etwas abgeplatteten *Co* und des *nF* mit den *pf* in *Gsy*. — 1000 (pag. 520, 522).

Fig. 9. Motorische und sensorische Primitivfibrillen in einem quer verlaufenden Nerv; in *sb*(*a*) die *spf* eingezeichnet, ein anderes *sb*(*b*) mit *knz* bloß angedeutet. — 1000: 4 mm, Oc. 18, *T*: 153.5 mm, *Z*: 168 mm (pag. 522, 573).

Fig. 10. Motorische Nervenfasern mit ihrer Primitivfibrille im tangential *L* getroffenen Nervenstamm, dicht nach dem Austritt aus dem Bauchstrang. 1000, wie vor. (pag. wie vor.).

Tafel 25.

Figuren 4, 5 und 8 *Nvg* von Schnitten; die übrigen *Meth.*, Mittelkörperganglion. Alle von *Hirudo*; 4, 5 *Ce*, 8 *Pa*; 4, 5, 8 *Ca*, die übrigen in *Gsy*.

Fig. 1. Verästelung der sensorischen Schläuche in einem Mittelkörperganglion mit den sogenannten centralen Endkolben *ek*, von welchen an die *spf* des Schlauches einen isolirten Verlauf annehmen. *sschla*(*vr*) der größte sensorische Schlauch der rechten vorderen Wurzel, *sschlc*(*vr*) der kleinste derselben, *sschla*(*hr*) der größte der hinteren rechten. *Lf.x* eine longitudinale Faser, welche von einer *gz* des vorhergehenden

Ganglions kommt. *dglfod* eine durchgehende Longitudinalfaser (motorische Primitivfibrille) in der Dorsalebene der Fasermasse. — 500 (pag. 520, 561, 566, 573).

Fig. 2. Der Endkolben *ek* der vorigen Figur bei 1000 (pag. 563).

Fig. 3. Die sensorischen Bündel der linken Seite eines Mittelkörperganglions. Das paramediane sensorische Bündel in zwei Stränge gespalten. — 250 (pag. 570).

Fig. 4. Verlauf einiger von der hinteren Wurzel kommender starker Primitivfibrillen in der centralen Fasermasse. (Die Serie von Fig. 1 Taf. 23 etc.) Bloß Richtung der *sb* angedeutet. — 600: $^1/_{12}$″, Oc. 4, *T*: 160 mm, *Z*: 178 mm (pag. 530, 570).

Fig. 5. Primitivfibrillen eines Ganglienzellenfortsatzes, die zum Theil direct in den Nerv, zum Theil in die centrale Fasermasse gehen. — Wie vor. (pag. 530—531).

Fig. 6. Verzweigungen eines sensorischen Schlauches der hinteren linken Wurzel (*sschlhl*) in Verbindung mit dem diffusen Elementargitter und anderen Primitivfibrillen. Die *dglfod* (s. Fig. 1) vor ihrem Ein-, beziehungsweise Austritt aus dem Ganglion, in derselben Ebene. Einige Fibrillen des *nF* gehen direct in das diffuse Elementargitter über. — 300 (pag. 520, 561, 566, 573).

Fig. 7. Eine unpaare mediane Ganglienzelle des caudalen Medianpackets mit ihren Nebenfortsätzen. — 250 (pag. 520, 596, 601).

Fig. 8. Anordnung der Retinazellen im schräg *L* getroffenen 3. Auge von *Hirudo* (*Fr* Serie des ganzen Kopfes), 10 μ. In einigen Retinazellen das Neurofibrillengitter eingetragen. Bloß ein Theil des sensorischen Bündels im Auge fällt in die Schnittdicke. — 500: 2 mm, Oc. 4 (pag. 678, 679).

Tafel 26.

Fig. 1—4 etwas abgeplattete Mittelkörperganglien von *Hirudo* in *Gsy* nach *Meth.* 5 ebenfalls von *Hirudo.* 6 *Lumbricus Nvg, Pa, Ca.* 7 *Anodonta Nvg, Ce, Ca.*

Fig. 1. Das ganze Ganglion; vorwiegende, symmetrische Tinction von Ganglienzellen. Das Bild sucht die Farben des mikroskopischen Präparates wieder zu geben. — 125 (pag. 561, 595—596, 600).

Fig. 2. Die Verbindungen der *mugz.* Die *mugz* und die leitenden Bahnen mit Ausnahme des bloß angedeuteten *sbpm* in den Farben des Präparates. — 250 (pag. 520, 561, 566, 601).

Fig. 3. Eine kleine, wahrscheinlich sensorische Ganglienzelle mit charakteristischer Verästelung ihres Stielfortsatzes, in den Farben des Präparates. Verbindungen mit verschiedenen Bahnen, von welchen nur die im selben Niveau mit der Verästelung des Fortsatzes der *sgz* liegenden gefärbt wiedergegeben sind. — 250 (pag. 520, 566, 600).

Fig. 4. Zwei zu einander symmetrische Gruppen von Ganglienzellen der *gkmca* und ihre Fortsätze in den Farben des Präparates. Die schwarz gezeichneten *sbpm* liegen ventraler als die in Sepia wiedergegebenen *sschl.* Eine Anastomose *an* durch den Stielfortsatz: eine seltene Erscheinung. — 250 (pag. 561, 596).

Fig. 5. Zwei aus der Ganglienkapsel frisch durch einen Riss hervorgetretene Ganglienzellen nach Behandlung mit Methylenblau und Kali hypermanganicum. Färberische Differenzirung der Gliahülle und des Somatoplasma. Zeichnung nach dem frischen Präparat. — 500 (pag. 607).

Fig. 6. Pluripolare Ganglienzelle von *Lumbricus* mit starker ableitender Primitivfibrille, welche sich aus den Neurofibrillen eines leitenden Gitters im Somatoplasma zusammensetzt (motorischer Typus). Dünnere Primitivfibrillen treten an anderen Punkten in die Zelle und in das Gitter ein. Bauchstrang, gestrecktes Thier, *Fr*, 5 μ, nachgefärbt in Hämateïnlösung I. Die Farben des Präparates sollen genau wiedergegeben werden. Der Zellkern etwas tangential, daher seine unscharfen Contouren. — 2200: 2 mm, Oc. 18, *T*: 160, *Z*: 174 (pag. 625).

Fig. 7. Theil des Flimmerepithels über der Darmleiste (Typhlosolis) von *Anodonta* (convexe Seite des halbmondförmigen Darmlumens). Wiedergabe des Fibrillenconus, der Cilien und des Epithelsaumes in Form und Farbe genau nach dem Präparat: in der Mitte (*A*) bei gewöhnlicher Beleuchtung; links (*B*) im polarisirten Lichte zwischen gekreuzten Nicols (die Achse der 4. Epithelzelle von links bildet 45° mit den Polarisationsebenen); rechts (*C*) im polarisirten Lichte bei Belassung des Polarisators und des Präparates wie bei *B*, aber Drehung des Zeigers des Analysators um 13° in der Richtung, dass dadurch der 45° Winkel, den die Zellachsen im mikroskopischen Bilde mit der Zeigerlinie des Analysators bildeten, um 13° geringer wird (die Polarisationsebene des Analysators bildet mit der paralell den Zellachsen auf das Gesichtsfeld gestellten Verticalebene einen Winkel von 32°). — *Q* 5 μ, 1500: 3 mm, Oc. 18, *T*: 165, *Z*: 174 (pag. 698 u. f.).

Tafel 27.

Fig. 1—4 etwas plattgedrückte Mittelkörperganglien von *Hirudo* nach *Meth.* in *Gsy.* 5, 6 *Lophius piscatorius Ce, Ca.* 7 *Lumbricus Nvg, Pa, Ca.*

Fig. 1. Sensorische Schläuche und Äste des Stielfortsatzes einer Ganglienzelle in ihren Verbindungen mit anderen Bahnen, namentlich mit dem diffusen Elementargitter in der Centralfasermasse. Die schwarz gezeichneten Bahnen (die des FAIVRE'schen Mediannerven) liegen in der Zeichnung am tiefsten, ventral, die mit Sepia ausgezogenen am höchsten, die graugrünen in der Mitte. — 300 (pag. 520, 561, 565, 566).

Fig. 2. Die Collateralen des Stielfortsatzes verschiedener Ganglienzellen und des größten sensorischen Schlauches; das topographische Verhältnis des letzteren zu den sensorischen Bündeln. — 300 (pag. 561).

Fig. 3. Eine mediane unpaare Ganglienzelle des hinteren Medianpackets mit Nebenfortsätzen, welche vom Zellkörper entspringen, und einige andere Bahnen, z. Th. bloß angedeutet: schwarz mehr frontomedial, sepia mehr dorsal verlaufende. — 300, aber vom Lithographen auf $^2/_3$ reducirt (pag. 596, 601).

Fig. 4. Ganglion mit einigen symmetrischen Ganglienzellen und Bahnen. Die vom vorhergehenden in das folgende Connectiv und vice versa durchgehenden Bahnen. Je eine große Ganglienzelle der vorderen Seitenpackete bloß durch die Tinction des leitenden Gitters angedeutet. — 125.

Fig. 5. Aus dem Querschnitt einer ventralen (motorischen) Wurzel aus der Nähe des Rückenmarks. Querschnittbilder der motorischen Nervenfasern. — Sublimat-Pikrinsäure. Hämateïnlösung und Ammoniumpikrat. — 500: 2 mm, Oc. 4 (pag. 552—553).

Fig. 6. Aus dem Querschnitt einer dorsalen Wurzel von daselbst, mit Quer-

schnittbildern von großen (sensorischen) Nervenschläuchen, motorischen Fasern und dünneren (sensorischen) Nerven. — Wie vor. (p. 561—562, 571).

Fig. 7. Große pluripolare Ganglienzelle des ventralen Paramedianfeldes vom Bauchstrang in einem 10 μ dicken Schnitt, *Fr* Serie. Eine Primitivfibrille *spf*(?), welche auf ihrem Wege zur Ganglienzelle durch Abgabe von Zweigfibrillen immer dünner wird. Sehr entwickeltes intracelluläres Neurofibrillengitter, an dessen Bildung die Primitivfibrillen sämmtlicher Fortsätze Theil nehmen. — 1500 (pag. 628).

Tafel 28.

Fig. 1—7 und 12 *Hirudo*, 8, 9 *Lumbricus*, 10, 11 *Pontobdella*.

Fig. 1. Colossale Ganglienzelle eines vorderen Seitenpackets im etwas plattgedrückten Bauchganglion von *Hirudo*, *Meth.* Behandlung mit kohlensaurem Ammonium, bis die Neurofibrillen allein gefärbt zurückgeblieben sind. Ganglienzelle vom Typus G: meridianartige Anordnung der Neurofibrillen im Zellkörper, ununterbrochener Zusammenhang der austretenden Neurofibrillen mit den eintretenden. — 1000 (pag. 608, 612).

Fig. 2. Ähnliche Ganglienzelle eines hinteren Seitenpackets bei schwächerer Vergrößerung. Beide sofort nach der Differenzirung gezeichnet. — 400 (pag. 608).

Fig. 3. Das leitende Gitter in einer colossalen Ganglienzelle des hinteren Medianpackets ebenso, aber ohne Differenzirung der einzelnen Neurofibrillen. — 600 (pag. 608).

Fig. 4. Die Neurofibrillen einer Ganglienzelle vom Typus G: colossale Ganglienzelle eines hinteren Medianpackets, mit Andeutung der äußeren Gliahülle und Bindegewebskernen darin, *Nvg.* Die Serie der Fig. 1 Taf. 23 (s. auch Fig. 1 Taf. 24 die Zelle *c*). — 1500, wie bei Fig. 1 Taf. 23 (pag. 612).

Fig. 5. Querschnittbild einer Ganglienzelle vom Typus G mit Neurofibrillengitter. Dieselbe Serie (Zelle *b* in Fig. 1 Taf. 24). Wie vor. (pag. 613).

Fig. 6. Quer abgetragene Calotte einer colossalen Ganglienzelle des vorderen Medianpackets mit Neurofibrillengitter: meridianartige Kreuzung der Neurofibrillen am Scheitelpole der Zelle. Dieselbe Serie (Zelle *a* in Fig. 1 Taf. 24). Wie vor. (pag. 613).

Fig. 7. Drei birnförmige Ganglienzellen vom Typus K im Längsschnitt mit besonders deutlichem Binnengitter, Radiärfibrillen und Andeutung des Außengitters. Aus dem linken paramedialen Ganglienzellenpacket des ersten Ganglions (vom supraösophagealen Theil des Schlundringes). — *Nvg*, *Pa*, *Ca.* 10 μ, *Fr* Serie der I.—VIII. Somite des Vorderkörpers. — 1350: 3 mm, Oc. 18, *T*: 160, *Z*: 149 (pag. 616—617).

Fig. 8. Das Neurofibrillengitter von 4 Ganglienzellen von *Lumbricus* aus der Nähe einer Nervenwurzel. Die ableitenden starken motorischen Primitivfibrillen sind im Präparat direct in den Nerv hinein zu verfolgen. — *Nvg* und Nachfärbung mit meiner Hämateïnlösung I. *Pa*, *Ca.* 5 μ, *Fr* Serie. — 1500, wie bei Fig. 1 Taf. 23 (pag. 530, 630).

Fig. 9. Das Neurofibrillengitter einer Ganglienzelle mit zwei je bloß eine starke Primitivfibrille führenden Fortsätzen. Aus dem Neurofibrillengitter, welches lediglich durch Verzweigung der einen entstanden ist, entsteht durch Wiedervereinigung von Neurofibrillen die andere starke

Primitivfibrille. Noch zwei andere von Weitem aus der Centralfasermasse her und weit in einen Nerven hinein verfolgbare, wahrscheinlich ebenfalls motorische Primitivfibrillen *mpfI* und *mpfII*. — Wie vor. (pag. 530, 631).

Fig. 10. Die Neurofibrillen eines sich verästelnden Nerven und zweier Ganglienzellen im Zusammenhang mit dem Nerven aus dem Nervengitter der Mitteldarmwand von *Pontobdella*. Leitende Anastomose der zwei Ganglienzellen. Besondere Vorvergoldung mit sehr scharfer Differenzirung des Leitenden. Flächenpräparat in Glycerin aus dem Jahre 1886. — 500 (pag. 518—519, 522, 639).

Fig. 11. Das Verhalten einiger leitender Primitivfibrillen bei den Verästelungen eines Nerven und in einer kleinen accessorischen Ganglienzelle. — Wie vor. (pag. 518—519 u. 522).

Fig. 12. Das Neurofibrillengitter in einigen Retinazellen des 3. rechten Auges von *Hirudo* (s. Fig. 8 Taf. 25). Verhältnis des Kernes zum Neurofibrillengitter. Leitende Anastomosen zwischen Zelle *c* und *d*. Die Neurofibrille, welche in Zelle *b* den an seiner Basis frontal längs durchgeschnittenen vorspringenden Somatoplasmahügel *vh* durchsetzt, befindet sich im Präparat nicht in dieser, sondern in einer anderen Retinazelle. In *a* und *d* ist das in der Schnittdicke enthaltene und sichtbare Neurofibrillengitter nur zum Theil eingezeichnet. Zelle *c* mehr äquatorial Kern von der Schmalseite gesehen. — *Nvg*. Die Serie von Fig. 7. — 1060 (pag. 672, 673, 674, 676, 677).

Tafel 29.

Fig. 1, 5—14 *Hirudo*, *Nvg*, *Ca*, 1 *Ce*, 5—14 *Pa*. 2—4 *Pseudobranchellion*, *Häm*, *Pa*, *Ca*.

Fig. 1. Topographie der ventralen Hälfte eines *Tr*-Schnittes vom 1. Ring des VIII. Somits (Serie, 5 μ), zur Darstellung der Lage der auf Taf. 23 Fig. 7 (*vnsl*) und 8 *ksn*[*B*]) gezeichneten Nerven. Genau symmetrische Lage der beiderseitigen vorderen Nervenstämme und ihres Hauptastes (*avns*). Die gekrümmte Linie oben ist die Grenze des Gesichtsfeldes. *Viz* Visceralzone, *Mz* Muskelzone (mit der Längsmuskulatur), *Hz* Hautzone; sg_1 und sg_2 die zwei Äste des Seitengefäßes; *neph* Nephridien, *dvm* dorsoventrale Muskelzüge, *rm* Ringmuskelfasern. In der Drüsenzone *drz* sind namentlich die Körper und Bündel von Ausführungsgängen der Speicheldrüsen enthalten, welche an den Kieferrändern münden. Die großen Nervenstämme befinden sich in dieser Höhe ungefähr an der Grenze der Muskel- und Drüsenzone. — 50: 16 mm, Oc. 4, *T*: eingeschoben, *Z*: 136 mm (pag. 526).

Fig. 2. Topographische Skizze eines etwas schrägen, sagittalen Schnittes durch den rechten (schräg dorsad gerichteten) Schenkel des Schlundringes: Fasermasse, supra- und infraösophageale Ganglienzellenpackete. Zur Übersicht des Verlaufes der in Fig. 3 u. 4 bei stärkerer Vergrößerung dargestellten leitenden Primitivfibrillen. Serie 20 μ. *schlw* Schlundwand (Rüsselscheide), *rü* Saugstecher (Rüssel), *ausch* dorsoventral gerichteter Theil des Schlundringes, *ner* Nervus recurrens, aus diesem Seitenschenkel des Schlundringes entspringend, *lm* längsgetroffene Fasern der Längsmuskulatur, *dm* schräg getroffene Fasern der diagonalen, *qm*

quer getroffene der circulären Muskelschichten. — 150: 8 mm, Oc. 4, *T*: 160 mm, *Z*: 183 mm (pag. 525, 668).

Fig. 3 und 4 der Verlauf von mehreren leitenden Primitivfibrillen in der Centralfasermasse des Schlundringes, namentlich von *pfI* genau verfolgt, welche aus einem seitlichen Ganglienzellenpacket des V. Ganglions der den Schlundring darstellenden Ganglienzellengruppe entspringt und durch den I. Nervenstamm den Schlundring verlässt. In Fig. 4 ist die in 3 angefangene und beim * unterbrochene Primitivfibrille beim * fortgesetzt und bis zu den ** (s. die Stelle in Fig. 2) weiter verfolgt. — 600: $^1/_{12}$″, Oc. 4, *T*: 160, *Z*: 179 (pag. 522 u. 525).

Fig. 5. Die in einem Tastkegelchen am vorderen Rande des Saugnapfes peripherisch ventral liegenden gewöhnlichen Epidermiszellen, Stützzellen und epidermalen Sinneszellen. Letztere mit ihrer genau eingezeichneten leitenden Primitivfibrille und dem perinucleären Neurofibrillengitter. Bei *d* Austritt eines Schenkels der *pf* aus der Zelle 1. — Das Bild wurde aus den benachbarten Schnitten hier und da etwas ergänzt. — Frontalserie von Fig. 12 Taf. 28. — 1350 (pag. 645 u. f., 658).

Fig. 6. Die Neurofibrillen in drei epidermalen Sinneszellen, von 1 bloß der distale Theil. Die Neurofibrille, welche in die Anschwellung *b* der Zelle 3 eintritt, kommt aus einer anderen Zelle, *a*, wo sie ebenfalls ein perinucleäres Neurofibrillengitter bildete. Die Neurofibrille *pf* theilt sich wiederholt dichotomisch; der eine Schenkel tritt aus der Sinneszelle heraus, dieser und auch die weiter bei *e* herausgetretenen Schenkel theilen sich zwischen den Zellen der Nachbarschaft intercellulär weiter. Das ganze Bild in einem und demselben Schnitte enthalten, ebenso wie bei den weiteren Figuren. Serie, wie vor. — 1500: 3 mm, Oc. 18, *T*: 165 mm, *Z*: 174 mm, sehr günstige Beleuchtung (pag. 642, 659).

Fig. 7. Das Neurofibrillengitter in einer kleinen subepidermalen Ganglienzelle. Die austretende Primitivfibrille *pfI* nimmt einen intercellulären Verlauf in der Epidermis bis in die Subcuticula. *pf* ähnliche, aus einer anderen, etwas entfernteren Ganglienzelle ausgetretene leitende Primitivfibrille: Verästelung an der Grenze der Subcuticula. — 1000 (pag. 650, 684).

Fig. 8. Eine aus einer Sinneszelle austretende Neurofibrille und eine frei in die Epidermis eingedrungene, mit ihren weiteren, freien Verästelungen. — Wie vor. (pag. 659, 684).

Fig. 9. Leitende Anastomose zwischen eng neben einander liegenden kleinen subepidermalen Ganglienzellen: die drei ventralsten einer Gruppe von 8 Zellen. Besonders *pf3* ist weit in die Epidermis zu verfolgen, wo sie sich frei verästelt. *gr* ist die Grenzlinie der Grundgallerte gegen den kleinen Hohlraum, welcher die 8 Zellen einschließt. — 1060: 3 mm, Oc. 18, *T*: eingeschoben, *Z*: 125 mm (pag. 642).

Fig. 10. Leitende Anastomose zwischen zwei hinter einander liegenden subepidermalen Ganglienzellen. — Wie vor. (pag. 641).

Fig. 11. Neurofibrille und perinucleäres Gitter in einer epidermalen Sinneszelle. Myofibrillen schmiegen sich von außen an diese an. *bf* vom subepidermalen Bindegewebe her in die Epidermis eingedrungene Bindegewebsfibrille. — Wie vor. (pag. 659).

Fig. 12. Neurofibrillengitter in einer sehr langen, schräg gegen die Epidermis gerichteten, schräg durchschnittenen epidermalen Sinneszelle oder spindelförmigen subepidermalen Ganglienzelle. — Wie vor.

Fig. 13. Freie Verästelung einer leitenden Primitivfibrille in der Epidermis, welche aus einer kleinen subepidermalen Ganglienzelle kommt. Eine Strecke des Verlaufes einer anderen, ebensolchen *pf2*. Wie vor. — 1800 (p. 684).

Fig. 14. Neurofibrillengitter in der Wand von muskellosen Gefäßen des subepidermalen Gefäßplexus. *C* längs, in der Mitte tangential getroffenes Gefäß. *A* und *B* die entsprechenden, tangential getroffenen ergänzenden Theile des Stückes *C* im vorhergehenden Schnitt der Serie. *D* Querschnitt eines solchen Gefäßes, aus demselben Schnitt in der Nähe von *C*. *wk* Kerne der die Wand der Gefäße bildenden Endothelzellen. *bz* Blutzellen in dem sonst ziemlich leeren Lumen der Gefäße. Wie vor. 1140: 3 mm, Oc. 18, *T*: eingeschoben, *Z*: 145 mm (pag. 708—709).

Tafel 30.

Fig. 1. Anordnung der Retinazellen im Auge von *Pseudobranchellion*; der Augennerv vor dem Eintritt in das Auge längs getroffen und schräg durchschnitten, *Sa* Serie, 20 μ, *Häm*, *Ce*, *Ca*. Mittelgroßes Thier, contrahirtes und ventrad concav gekrümmtes Object. Die Contourlinien der einzelnen Retinazellen kreuzen sich mehrfach, da sie bei verschiedener Einstellung mit dem Zeichenapparat verfolgt und nur im Flächenbild, d. h. in Projection auf eine Ebene wiedergegeben wurden; desshalb sind sie auch, wo die Grenzflächen sehr schräg auf das Gesichtsfeld standen, verschwommen. Das sonst kugelige Auge bekam durch die Contraction des Vorderkörpers eine Linsenform; die Schnittrichtung steht etwas schief auf die Linsenfläche. — *pz* Pigmentzellen, *kpz* Kern der Pigmentzellen. *a* Glaskörper, *b* Zellkern, *c* Zellkörper. — 1000: 4 mm, Oc. 18, *T*: 153,5, *Z*: 168 (p. 522, 670).

Fig. 2. Eintritt des Augennerven mit seinen 9 Primitivfibrillen in das Auge und von 6 Primitivfibrillen in ihre Retinazellen; in Zelle 2 und 3 das Neurofibrillengitter, in so fern in der Schnittdicke enthalten, genau eingetragen. Sonstige Structurverhältnisse, wie in Figur 1, bloß angedeutet. Hier und da sind Kerne von Wanderzellen *bk* zwischen den Retinazellen sichtbar. Dasselbe Auge, wie in der vorigen Figur im folgenden Schnitte der Serie. — Wie vor. (pag. 522, 666, 667, 670).

Fig. 3. Das Neurofibrillengitter in den Retinazellen des Auges von *Hirudo*. Schräger Längsschnitt durch das 3. Auge rechts (s. Fig. 8 Taf. 25). Die Öffnung des Pigmentkelches fällt nicht in den Schnitt, welcher in distaler Richtung die ventrale Kelchwand, in proximaler die ventralsten leitenden Primitivfibrillen des Augennerven und den Nervmuskel, der mit in das Auge eintritt, getroffen hat. Von den wenigen in der Schnittdicke enthaltenen Primitivfibrillen des Augennerven ist bloß eine *pf* gezeichnet, welche direct in die distalste Retinazelle hinein zu verfolgen ist. Die Contouren der Retinazellen sind bei Einstellung der oberen Fläche des Schnittes gezeichnet; in Zelle *g*, *h* und *f* nur so viel, wie bei dieser Einstellung vom Neurofibrillengitter sichtbar. In Zelle *a*, *b*, *c*, *d* und *e* Alles, was vom Neurofibrillengitter in der Schnittdicke enthalten, in eine Ebene projicirt. In *g* auch die sonstige Zellstructur angedeutet. Die Pigmenthülle bloß skizzirt. *akzo* äußere Körnchenzone, *zm* eine Art Zellmembran. *Nvg*, die Serie von Fig. 7 Taf. 28. — 1070: 3 mm, Oc. 18, *T*: eingeschoben (p. 522, 672, 673, 674, 675, 678, 679).

Fig. 4. Die Verbindungen der Neurofibrillengitter in benachbarten Retinazellen. Zelle *a* in äquatorialem Durchschnitt. Dieselbe Serie, wie vor., im 3. Auge links. — 1500, wie bei Fig. 1 Taf. 23 (pag. 676).

Fig. 5. Die Contourlinien derselben Zellen bei drei verschiedenen Einstellungen, um zu zeigen, wie weit sie innerhalb der Schnittdicke über einander greifen. Die Contourlinie *3* entspricht der Einstellung, bei welcher die Contouren der Zellen für die vorige Figur gezeichnet sind.

Tafel 31.

Alles von *Hirudo*, mit Ausnahme von Fig. 9. 1—3 *Meth.*, 4—8 *Nvg*, die Serie von Fig. 7 Taf. 28.

Fig. 1. Charakteristische Ganglienzelle des linken hinteren Seitenpackets mit starkem, einheitlichem Achsenfortsatz, aber zahlreichen Collateralen und sogar in ihre kleinsten Verzweigungen constanten Nebenfortsätzen, welche z. Th. in das diffuse Elementargitter übergehen, z. Th. sich zu einem sensorischen Bündel gesellen. Der Achsenfortsatz der entsprechenden Ganglienzelle von der anderen Seite ist in der Figur rechts oben, bei seinem Austritt in die hintere Wurzel angedeutet. — 300 (p. 600).

Fig. 2. Eine Ganglienzelle des rechten vorderen Seitenpackets mit 7 verschiedenen Ästen des Stielfortsatzes, welche nicht im Ganglion bleiben. Das Methylenblaubild der in Fig. 5 Taf. 25 bei *Nvg* dargestellten Ganglienzelle. — 300 (p. 530, 571, 599).

Fig. 3. Eine Ganglienzelle des linken vorderen Seitenpackets mit drei Ästen des Stielfortsatzes, welche sich in die Seitennerven begeben. Wie vor. (pag. 571, 599).

Fig. 4. Skizze desselben Auges wie in Fig. 3 Taf. 30, aber 2 Schnitte dorsaler in der Serie: der Eintritt des Nerven in das Auge, die Lage der in der folgenden Figur bei starker Vergrößerung gezeichneten Retinazellen (*a*), (*b*), (*c*), (*d*). (pag. 678).

Fig. 5. Das Neurofibrillengitter in den angedeuteten 4 Retinazellen der vorigen Figur. Von Zelle *b* befindet sich ein ziemlich äquatoriales, vielleicht weiter unter als über den Aquator reichendes Segment im Schnitt, nach oben und unten offen, von *c* ein tieferes, ebenfalls nach oben und unten offenes; von *a* ein unteräquatoriales Segment, bloß nach oben, von *d* ein noch tangentialeres überäquatoriales Segment bloß nach unten offen. Die einzelnen Schichten des Zellkörpers sind nur in *e* angedeutet. *akzo* äußere körnige Zone mit den zwei parallelen Punktreihen. *pf1* für Zelle *d* hat die tiefste Lage von allen *pf* im Schnitt: liegt unter *a* und *c*; unter *a* ist sie an zwei Stellen unterbrochen, die fehlenden Strecken bedeuten zwei Krümmungen, die schon in den folgenden Schnitt der Serie fallen. *pf2* für Zelle *a* liegt tiefer als *pf3* für Zelle *b*. *pf4*, vor ihrem Eintritt in Zelle *c*, welcher im vorhergehenden Schnitt stattfindet, durchschnitten, liegt von allen am höchsten. Alle sind von weit her zu verfolgen, konnten jedoch, wegen Mangel an Raum, nicht länger gezeichnet werden. Sie sind in der Lithographie etwas stärker ausgefallen, als es dieser Vergrößerung entspricht. Übergang von Neurofibrillen aus dem Neurofibrillengitter der einen Zelle in das der anderen. — 1350: 3 mm, Oc. 18, *T*: 160, *Z*: 149 (pag. 522, 672, 674, 675, 677, 679).

Fig. 6. Skizze desselben Auges drei Schnitte weiter in der Serie. Das Neurofibrillengitter von tangentialen unteräquatorialen Segmenten der ventralsten Retinazellen des Auges. Auflösung des intraocellären Augenmuskels in Myofibrillen. Die ventralsten Neurofibrillen des Augennerven, drei für dorsale, nicht im Schnitte liegende Retinazellen bestimmt. Die Contouren einer Zelle und ihres Kernes angedeutet, deren Bedeutung nicht zu ermitteln war. — 1000: 4 mm, Oc. 18 (pag. 678, 682).

Fig. 7. Einige Retinazellen desselben Auges, 6 Schnitte dorsaler in der Serie: der vorspringende Somatoplasmahügel in verschiedener Ansicht angedeutet, Eindringen von Neurofibrillen in den Hügel in *b*, *d*, *e*. Das Neurofibrillengitter in *a*, *d* und *e* äquatorial, bei geringer Bewegung des Tubus gezeichnet, in Form eines mit Punkten besetzten Neurofibrillenringes. — 840: 4 mm, Oc. 18 (pag. 671, 672, 675, 679).

Fig. 8. Die dorsalste Retinazelle des 3. Auges rechts, dessen ventralste Zellen 21 Schnitte weiter in der Serie in Fig. 6 gezeichnet sind. Das Neurofibrillengitter in der überäquatorialen, nach unten offenen Calotte der Retinazelle, welche die Schnittdicke nicht ganz ausfüllt; die für *Hirudo* typische Beschaffenheit des Gitters. *lpf* die leitende Primitivfibrille, welche im folgenden Schnitt in die Retinazelle eindringt und das hier gezeichnete Neurofibrillengitter bildet. *piga* der dorsale Rand der Öffnung des Pigmentbechers des Auges. — 1500, wie Fig. 1 Taf. 23 (pag. 675).

Fig. 9. Eine subepidermale Sinneszelle (Retinazelle) von *Pseudobranchellion* vor dem Auge von Fig. 2 Taf. 30, im selben Schnitt. *a* Glaskörper, *b* Zellkern, *c* Zellkörper. *ic* die Grenzlinie des Durchschnittes des Glaskörpers, *ac* die äußere Contourlinie des den Glaskörper unmittelbar umgebenden Somatoplasmahofes. *gm* wahrscheinlich eine dünne Gliamembran, welche die leitende Primitivfibrille *lpf* außer dem perifibrillären Mantel bis zur Zelle begleitet: der perifibrilläre Mantel verliert sich an der Zelloberfläche. — 1500, wie bei Fig. 1 Taf. 23 (pag. 661, 666).

Tafel 32.

Fig. 1. Scheinbare Endigungsweise des Nerven in den *Q* durchschnittenen Längsmuskelfasern von *Pontobdella*, durch Vorvergoldung ohne Differenzirung des Leitenden dargestellt. *mn* motorischer Nerv, dessen Aste in die Muskelfasern eindringen und dort in der contractilen Rindensubstanz in eine Nervenendleiste *neel*, hier im Querschnitt zu sehen, übergehen. *mpl* das Medullarplasma, das eigentliche Somataplasma der Muskelfaser. *q.long.m* Längsmuskelfasern im Querschnitt, *s.diag.m* schräg durchschnittene diagonale Muskelfasern in zwei Lagen, *l.circ.m* längs getroffene circuläre Muskelfasern, *l.dvm* längs getroffene dorsoventrale Fasern, *vne* nervöse Brücke zwischen zwei Muskelfasern. Die feinere Structur, die radiär angeordneten contractilen Leisten sind bloß in zwei Fasern *m*(*a*) und *m*(*b*) angedeutet: das mikroskopische Bild der Hirudineen-Muskelfasern bei *Vvg. Tr* Serie, 15 μ, *Ce*, *Gly*. — 600: $^1/_{12}''$, Oc. 4, *T*: 160, *Z*: 179 (pag. 533, 690).

Fig. 2. Ein motorischer Nervenast, welcher innerhalb der Schnittdicke 12 Zweige abgiebt und 8 Muskelfasern, 2 (*a*,*b*) von der inneren (*s.diag.m.i*), 2 (*c*,*d*) von der äußeren (*s.diag.m.a*) diagonalen und 4 (*e*,*f*,*g*,*h*) von der circulären

Muskellage innervirt. Die Nervenendleisten, besser Wülste, sind in Längsansicht zu sehen. *neü* Nervenendast 11 über, *neu* Nervenendast 12 unter der Muskelfaser *h* verlaufend. *zkm* Zellkern der Muskelfaser. Sonst wie in der vorigen Figur. Eine andere Stelle desselben Schnittes. Zu bemerken ist, dass alle Nervenäste an der proximalen Seite in ihre Muskelfaser eindringen. — 600, wie vor.

Fig. 3. Die Vertheilung der Neurofibrillen bei der Innervirung einer circulären Muskelfaser der Darmwand von *Pontobdella*. Ausgebreitete und vom Epithel befreite Darmwand nach Vorvergoldung mit Differenzirung des Leitenden, in Glycerin. Dasselbe Präparat wie für Fig. 10 und 11 Taf. 28. Von der langen, bandartig abgeplatteten Muskelfaser bloß eine verhältnismäßig kurze Strecke dargestellt, von der Faser selbst bloß die seitlichen Contourlinien; die Verästelung der eingedrungenen Neurofibrille in der ganzen Dicke der Faser genau verfolgt. *u* Umbiegungsstellen von Neurofibrillen, wo sie aus der Faser wieder heraustreten. — 500: 2 mm, Oc. 4. Die Neurofibrillen so stark ausgezogen, wie sie bei 1500facher Vergr. aussehen (pag. 533, 691).

Fig. 4. Die Neurofibrillen in den Epithelzellen der Sammelblase eines Nephridiums. Verschiedene Stellen: *A* schräg auf die Epithelfläche, *B* senkrecht, *C* tangential. Bei *C* bloß die an der Basis der Zellen *nbz* hinwegziehenden Neurofibrillen. *zknbz* Zellkern dieser Epithelzellen, deren innere Structur nur in *A* an einer Stelle angedeutet ist. *brb* Bürstenbesatz, eigentlich Cilien, constant, aber sehr leicht abbrechend. *bgm* bindegewebige Membran der Blasenwand. — Derselbe Schnitt, wie für Fig. 1 Taf. 23. 1500, wie dort (pag. 709—710).

Fig. 5. Meine Auffassung der Beschaffenheit der Flimmerzellen, die in Fig. 7 Taf. 26 ganz objectiv dargestellt sind. *A*: drei Flimmerzellen halbschematisch bei 1500 Vergr. Alle Bestandtheile nur bei der ersten Zelle links ausgeführt. Die Basalkörperchen *bk* und die dünnen Fädchen, die die Basalkörperchen mit dem Endknöpfchen *ek* im Cuticularsaume *sa* verbinden, sind in der Lithographie etwas undeutlich herausgekommen. *B*: Schema der beschriebenen Bestandtheile und des Verhältnisses zwischen dem Fibrillenstrahl *ls* und der Cilie *ci*; *zwk* das Zwischenkörperchen und *zwh* das Zwischenhärchen.

Fig. 6. Schematische Darstellung von Verlauf und Verbindungen der leitenden Bahnen in einem transversalen Schnitt des *Hirudo*-Somits. Die zwei Ganglionhälften mit motorischen *mg* und sensorischen oder bloß verbindenden *gst* Ganglienzellen. Die drei Arten von Nervenspindeln, beziehungsweise Nervenfasern: ihr Verhalten im Centrum, Vertheilung in der centralen Fasermasse und Verbindungen mit den Ganglienzellen; ihr Verhalten an der Peripherie: Muskelfasern, epidermale und subepidermale Sinneszellen, freie Endverzweigung in der Epidermis *fre*. *usschl* Stelle, wo sich ein sensorischer Schlauch, *sbq* wo ein sensorisches Bündel in der centralen Fasermasse in eine longitudinale Richtung umbiegt. *nbr* leitende Brücken zwischen Muskelfasern. — Zur näheren Erklärung dient die ganze Abhandlung, namentlich aber der erste Abschnitt.

Über den Spiraldarm der Selachier.

Von

Paul Mayer.

Mit Tafel 33.

Vor Kurzem hat J. Rückert[1] die Entwickelung des Darmes von *Pristiurus* untersucht und erwähnt in seiner Arbeit auf pag. 309 ff. der kleinen Schrift von T. J. Parker[2] über die Spiralklappe von *Raja*. Parker hatte unerwartet starke individuelle Schwankungen in der Größe der Oberfläche der Schleimhaut bei einer und derselben Species entdeckt und sprach sich selber hierüber so aus: »Altogether I am inclined to think that this is the most remarkable case on record of spontaneous variation in nature, since the variable structure is neither a rudimentary, nor a comparatively useless, nor a merely ornamental one, but is one the perfection of which is of the highest importance to the animals' well-being.« Mir waren diese Verhältnisse schon 1890 bekannt, und ich hatte bereits damals eine sehr plausible Erklärung gefunden, hielt sie aber für zu einfach und die Sache selber für zu unbedeutend, um sie zu publiciren. Jetzt hingegen, wo Rückert der Ansicht ist, diese individuelle Variabilität »beanspruche allgemeineres Interesse«, möchte ich doch kurz darlegen, worum es sich dabei eigentlich handelt.

Man kann sich den Spiraldarm von *Raja* als einen runden Thurm vorstellen, in dem eine steile Wendeltreppe (genauer ein Spiralgang ohne scharf abgesetzte Stufen) verläuft (Taf. 33 Fig. 1). Die

[1] J. Rückert, Über die Entwicklung des Spiraldarmes bei Selachiern. in: Arch. Entwicklungsmech. 4. Bd. 1896 pag. 297—326 Taf. 15.

[2] T. J. Parker, On the Intestinal Spiral Valve in the genus *Raia*. in: Trans. Z. Soc. London Vol. 11 1880 pag. 49—61 Taf. 10 u. 11.

Basis des Thurmes liegt im Thier hinten, nicht viel vor dem After. Die Treppe ist nur an der Wand des Thurmes befestigt, hat also keinen Mittelpfeiler (Achse). Unten ist sie noch ziemlich schmal, und so könnte man beim Hinaufsteigen, wenn man sich nicht dicht an der Wand hält, leicht direct in die Tiefe stürzen; weiter oben hingegen, etwa vom 3. Umgange an, wird sie breiter, anfänglich freilich nur so breit, dass sie gerade bis zur Mitte reicht, einen falschen Mittelpfeiler bildet, so dass von unten kein directes Licht mehr eindringen kann; zuletzt aber wird sie so breit, dass die Stufen sich in der Mitte nach oben wölben müssen, um noch Platz zu finden. Am äußeren Rande der Treppe, da wo sie der Wand anliegt, wird man freilich auch hier noch bequem gehen können, während man mehr innen zu geradezu mit Lebensgefahr in einer Spirale klettern müsste.

Dies ist Parker's Typus D der Spiralfalte; auf einem Längsschnitte zeigt sie natürlich oben eine Reihe Düten (hohle Kegel), die alle ihre Spitze nach oben (im Thier vorn) kehren, in einander stecken und mit der Basis an der Wand des Darmes befestigt sind.

Die anderen 3 Typen Parker's unterscheiden sich von D folgendermaßen: C hat nur den obersten Kegel nach oben, die anderen hingegen nach unten gekehrt; den Übergang von der einen Richtung zur anderen vermittelt eine ganz extrem steile, eigenthümlich gedrehte Windung der Treppe. B zeigt eine ganz regelmäßige Treppe von genau der halben Breite des Thurmes, so dass ein directer Absturz in die Tiefe nicht möglich ist; A endlich erlaubt diesen doch, weil ihre Stufen zwar nicht schmaler als die von B, aber innen nach abwärts gebogen sind, mithin an Stelle des Mittelpfeilers einen Hohlraum erzeugen, der direct von oben nach unten reicht. Parker hat nun einen ihm befreundeten Mathematiker die Oberfläche aller vier Treppen berechnen lassen: es resultirten 136, 143, 254 und 276 ccm, und Parker hält auf Grund dieser Zahlen die beiden letzten Typen für rationeller, da die Nahrung in ihnen besser ausgenutzt werde. Man sieht auch leicht, dass C (254) und D (276) einander nahe stehen müssen, weil zwar bei dem einen die Düten nach oben, bei dem anderen nach unten gerichtet sind, in beiden Fällen aber die Größe der Oberfläche annähernd dieselbe sein wird. Um so mehr weichen freilich B und A von jenen beiden ab, indessen ist B, wie Parker selber angiebt, nach einem getrockneten (dried) oder, wie ich sagen möchte, geschrumpften Exemplar berechnet worden, und A ist nur »more or less hypothetical«. Noch dazu krankt die ganze Rechnung an einem großen Fehler: sie basirt auf den Maßen von

nur einem einzigen Exemplar eines jeden Typus, und diese Exemplare waren sogar nicht einmal gleich lang (7, 9, 12, 10 cm), so dass sie erst alle rechnerisch auf gleiche Länge gebracht werden mussten, ohne dass man sich dabei im Geringsten daran gekehrt hätte, dass es sich in dem einen Falle um einen getrockneten, in dem anderen um künstlich gedehnte Därme handelte.

Hier hätte also RÜCKERT wohl einen kritischen Zweifel laut werden lassen dürfen, und er würde es gewiss auch gethan haben, hätte *Raja* und nicht *Pristiurus* den Gegenstand seiner Abhandlung gebildet. Aber die Sache liegt noch viel einfacher: PARKER's Typen sind gar keine individuellen Varianten, sondern theils Artefacte, theils functionelle Zustände des Darmes, die im engsten Zusammenhange mit der Verdauung stehen! Um mich davon zu überzeugen, habe ich bereits 1890 mehrere Därme von *Raja asterias* und *clavata* mit meinem Gemische von Chromsäure und Essigsäure[1] tüchtig ausgespült und dann darin gehärtet. Enthielt der Darm nur halbflüssige Nahrung, die sich durch das injicirte Säuregemisch ohne Widerstand herausspülen ließ, so waren, wie die Öffnung des gehärteten Darmes zeigte, die Hohlkegel der Spiralfalte mit den Spitzen nach vorn gekehrt (Fig. 1). Setzte dagegen irgend ein voluminöser Speiserest der Waschflüssigkeit Widerstand entgegen, so dass sie bei ihm vorbeifließen musste, so zeigten sich die Kegel hinter ihm nach hinten umgestülpt (Fig. 4). Ferner war es mir ein Leichtes, an einem mit 30 % igem Alkohol ausgewaschenen und darin conservirten Darm, dessen Kegel gleichfalls nach vorn schauten (Fig. 9 rechts), durch die Einführung eines Glasstabes die meisten Kegel nach hinten umzustülpen (Fig. 9 links); diesen Versuch habe ich an demselben Darm jetzt wiederholt und mich davon überzeugt, dass die Spiralfalte dabei gar nicht leidet. Wollte man aber den Einwand machen, dass es sich bei den geschilderten Zuständen um Künsteleien handle, so verweise ich einfach auf die Därme, die ich nicht gedehnt und ausgespritzt, sondern direct in Alkohol conservirt habe, und wo sich ähnliche Umstülpungen der Kegel nach hinten zeigen (Fig. 8). Und obwohl sich ja kein absolut sicherer Beweis dafür geben lässt, dass nicht auch die directe Conservirung in Alkohol den Darm vor dem Absterben zu abnormen Verlagerungen seiner Spiralfalte veranlasst,

[1] Essigsäure 80, 1 % ige Chromsäure 150, Wasser 750 Volumina (s. Mitth. Z. Stat. Neapel 8. Bd. 1888 pag. 352). PARKER hat ½ % ige Chromsäure verwandt.

so habe ich doch diese Zustände zu oft und auch wieder zu verschieden gesehen, um nicht davon überzeugt zu sein, dass sie auch im Leben des Thieres vorkommen.

Nach dem Gesagten will es mich bedünken, als ob die ungemeine Extensibilität und Contractilität der Darmwände die Erklärung für alle Befunde von PARKER und mir lieferte. In der That ist diese außerordentlich groß: man braucht nur am frisch getödteten, so zu sagen noch lebenswarmen Thier den Darm sanft zu berühren, um Contractionen zu erzeugen, die seinen Durchmesser auf weniger als die Hälfte herabsetzen können. Gleiches gilt vom Magen, dessen normale Dehnbarkeit[1] ebenfalls ungeahnt groß ist: man vergleiche nur die beiden Exemplare der Fig. 10 mit einander (links ist er leer, rechts voll), die noch keineswegs die Extreme darstellen.

Für *Raja* liegt mithin die Sache so, dass im normalen, nicht künstlich oder durch viel Nahrung gedehnten Darm die Kegel sämmtlich ihre Spitze nach vorn kehren. Dies gilt auch von den hintersten. Wird hingegen der Darm aufgebläht, so streckt er sich gegen sein Ende stark in die Länge, und dadurch wird die Falte nach hinten so schmal, dass sie keinen Mittelpfeiler mehr bildet (Fig. 1). Ist er endlich voll Nahrung, so können sich von den Kegeln wohl alle mit Ausnahme der vordersten nach hinten umstülpen (Fig. 8).

Bei *Scyllium* als einem im Verhältnis zu *Raja* sehr schmalen Thiere ist auch der Darm lang und schmal, und die Falte darin ist so stark gedreht, dass sie fast in der ganzen Länge zu Kegeln aufgerollt ist, deren Spitzen ebenfalls nach vorn schauen. (So auch bei Embryonen, die nur Dotter verzehren; vgl. ferner bei PARKER Taf. 11 Fig. 5 von einem erwachsenen *Scyllium*.) Injicirt man solche Därme vom Anus her, so ändert sich natürlich hieran nichts, bei Injection vom Magen aus hingegen stülpen sich regelmäßig die 2 oder 3 hintersten Kegel um, und man sieht dann allemal den Koth nur in diesem Bezirk angehäuft. Hat man schwachen Alkohol zur Injection benutzt, so lassen sich genau wie bei *Raja* die Kegel wieder reponiren. Ob auch die Verdauung diese Verlagerungen

[1] So sehr es ohne Weiteres einleuchtet, dass bei der Dehnung alle Schichten an Höhe abnehmen müssen, so schwer ist es doch, dies mit exacten Zahlen nachzuweisen. Beim Darm habe ich es gar nicht erst versucht, bin dagegen bei zwei Mägen von nahezu gleich großen *Raja* zu dem Resultate gekommen, dass die Wand des direct in Chromsäure conservirten auch an den niedrigsten Stellen mehr als doppelt so hoch war wie die des mit Chromsäure aufgeblähten. (Die Zahlen sind 30 und 75; daran participirt das Epithel mit 10 und 20.)

zuwege bringt, weiß ich nicht, zweifle indessen nicht an der Möglichkeit[1].

Bei den Embryonen von *Mustelus* sind die Kegel ebenfalls alle nach vorn gerichtet (Fig. 7); für *Pristiurus* gilt das Gleiche, und so darf man getrost annehmen, dass dies ihre natürliche Lage bei den Haien mit gedrehtem Spiraldarm[2] ist. Oben habe ich nachgewiesen, dass von den Rochen sich *Raja* ebenso verhält. *Torpedo* hingegen hat nicht nur als erwachsenes Thier, wie Fig. 5 zeigt, sondern auch als Embryo in allen Stadien nur quere Falten ohne jeglichen Ansatz zur Bildung von Kegeln. Dazu würde stimmen, dass central eine Rinne zur directen Communication des Enddarmes mit dem Anfang des Spiraldarmes vorhanden ist (so auch beim Embryo, s. Fig. 6); ob sie aber während der Verdauung nicht durch Schleim verstopft ist, kann ich nicht sagen.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 33.

Fig. 1. Darm von *Raja* spec. stark in Chrom-Essigsäure aufgebläht und conservirt. Nachträglich geöffnet; hinten durch die Windungen der Spiralfalte eine Borste geführt. $^3/_2$.

Fig. 2 und 3 stellen ein Stück aus der Mitte desselben Darmes (Fig. 1) von vorn und hinten dar.

Fig. 4. Darm von *Raja* spec. conservirt in Chrom-Essigsäure, etwas gedehnt und nachträglich geöffnet; darunter das mittlere Stück nach Entfernung der Speisereste. $^2/_1$.

Fig. 5. Darm von *Torpedo ocellata* gedehnt conservirt in 1 %iger Chromsäure. Nachträglich geöffnet. Die centrale Längsrinne tritt am Präparat deutlicher hervor als in der Zeichnung. $^1/_1$.

Fig. 6. Längsschnitt durch den Darm eines 40 mm langen Embryos von *Torpedo* spec. Rechts in der Figur = ventral. *a* Mündung des Ductus pancreaticus. $^9/_1$.

---

[1] A. M. Marshall & C. H. Hurst geben in ihrem Junior Course of Practical Zoology (4. Aufl. London 1895 pag. 235) an, die Spitzen der Kegel seien »usually directed forwards, but sometimes at the hinder end backwards«.

[2] S. über diesen Terminus bei Rückert pag. 308.

Fig. 7. Darm eines etwa 16 cm langen Embryos von *Mustelus vulgaris*. *a* das durchschnittene Duodenum, das in den Anfang des Darmes auf einer Papille mündet; *v* der leere Magen. Links ist eine Borste eingelegt. $^2/_1$.

Fig. 8. Darm von *Raja* spec. voll Nahrung und Koth, nicht gedehnt conservirt. Nachträglich geöffnet. $^5/_2$.

Fig. 9. Darm einer kleinen *Raja clavata* conservirt durch Injection von 30%igem Alkohol. Nachträglich angeschnitten, Epithel entfernt. Rechts natürliche Lage der Spiralfalte, links die Kegel durch Einführung eines Glasstabes zum Theil umgestülpt. $^1/_1$.

Fig. 10. Zwei Darmcanäle von kleinen *Scyllium canicula* in Formol conservirt. Links Magen *v* leer, Darm voll, rechts umgekehrt. *h* ein Leberlappen, *oe* Speiseröhre, *s* Milz. $^1/_1$.

Entwicklung von Caryophyllia cyathus.

Beschrieben von

G. v. Koch
in Darmstadt.

Mit 21 Zinkographien und Tafel 34.

Über den Aufbau des Jugendskelettes der Steinkorallen ist bisher nur wenig bekannt. Wirklich beobachtet (hier wiegt eine getreue Beobachtung viele geistreiche Hypothesen auf) ist er nur bei *Astroides calycularis*, und, wie ich vorgreifend bemerken will, die Resultate stimmen im Großen und Ganzen mit den von mir neuerdings an *Balanophyllia* gewonnenen genau überein. Beide Arten gehören aber zu der Abtheilung der Madreporaria perforata der älteren Systematiker, und daher sind die aus ihrer Untersuchung geschöpften Ergebnisse nicht ohne Weiteres auf andere Gruppen zu übertragen. Desshalb erscheint es mir von großem Interesse, die Entwicklungsgeschichte einer »Imperforaten Koralle« kennen zu lernen, und ich theile nachfolgend das, was ich darüber durch das Studium von *Caryophyllia cyathus* in Erfahrung bringen konnte, mit, wozu ich bemerken muss, dass mein Hauptaugenmerk auf die Entwicklung des Skelettes gerichtet war und desshalb die Ausführung der Arbeit etwas ungleichmäßig ausgefallen ist.

Das mir zu Gebot stehende Material stammt aus Nisita in der Nähe von Neapel (die vorliegenden Untersuchungen wurden im Frühling 1895 in der Zoologischen Station ausgeführt); ich bin für seine Beschaffung den Herren Dr. S. Lo Bianco und Dr. Th. List beson-

[1] Eine sehr eingehende Schilderung der Larvenentwicklung (vor der Skeletanlage) giebt H. V. Wilson in: Development of *Manicina areolata*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 2 1888 pag. 191 ff. — Die Larve von *Euphyllia* ist beschrieben von A. C. Haddon in: Proc. R. Dublin Soc. (2) Vol. 7 1892 pag. 127.

ders verpflichtet. Hier mag gleich bemerkt werden, dass es mir trotz aller Mühe, und trotzdem mir die gleiche Art von verschiedenen anderen Fundorten im Golf von Neapel in Hunderten von lebenden Exemplaren zur Verfügung stand, nicht gelang, aus diesen Larven zu erhalten, so dass also Alles in den folgenden Zeilen Gesagte nur für Exemplare aus Nisita volle Geltung besitzt.

Die vorsichtig gesammelten Caryophyllien kamen in ein größeres Gefäß mit Circulation und wurden in der Weise auf den mit Sand bedeckten Boden gelegt, dass immer eine kleine Entfernung zwischen zwei benachbarten Stücken frei blieb und die Mundscheiben nach oben gerichtet waren.

Sie hielten sich hier vortrefflich während mehrerer Monate, und nur sehr selten fand sich einmal ein abgestorbenes Thier, welches natürlich sofort entfernt wurde. — Die Größe aller Individuen war gering, wohl keines über 1 cm hoch. Die Farbe variirte von weiß (farblos) durch hell fleischfarben, bräunlich weiß bis zu einem ziemlich intensiven Gelbroth, oft fand sich um die Mundöffnung eine grünleuchtende Zone, die aber nicht von Farbstoffen, sondern von Polarisation des Lichtes an dieser Stelle herrührte. Die Bewegung der Tentakel war meistens sehr langsam, manchmal aber auch schnell genug, um direct wahrgenommen zu werden, nicht selten erfolgten ohne erkennbare Veranlassung bei einzelnen Exemplaren energische Contractionen.

In der Hoffnung, losgelöste Eier oder Furchungsstadien zu erhalten, wurden im April und Mai eine Anzahl von Individuen durch Überaschung mit Sublimat getödtet, entkalkt und nachher geschnitten. Leider fanden sich aber in den Querschnitten weder jene noch diese, dagegen bei vielen Exemplaren Larven in den Räumen zwischen den Elementen der Columella und zwischen dieser und dem centralen Theil der Septen. Sie waren durch gegenseitigen Druck polyedrisch geworden und zeigten schon deutlich die Zusammensetzung aus Entoderm und Ectoderm sowie die Anlage von Scheidewänden (Taf. 34 Fig. 1). — Ebenso erfolglos war der Versuch, frühere Zustände durch Zerbrechen von Polyparen, was sich ziemlich leicht durch ein Messer, mit dem man in einen Interseptalraum drückt, ausführen lässt, frei zu machen. Diese Methode ist viel weniger zeitraubend als die vorige, und es gelang auf diese Weise mehr als hundert Larven, leider aber immer nur ältere Stadien, zu erhalten. Oft erschienen diese kurz nach der Isolation kugelig und Eiern sehr ähnlich, aber, wenn sie einige Zeit mit dem frischen Seewasser in

Berührung waren, so fingen sie an, sich zu strecken und ihre Wimpern zu bewegen, um bald darauf munter umherzuschwimmen.

Freiwillig schlüpften die Larven vom April an bis Anfang Juli aus, und zwar scheinen sie immer durch den Schlund zu gehen (im Gegensatz zu den Larven von *Balanophyllia*, die, wie ich vor sechs oder sieben Jahren genau constatiren konnte, nicht selten die Spitzen der Tentakel durchbohren und an diesen austreten). Die Anzahl der Larven, welche ein Polyp durchschnittlich liefert, habe ich leider nicht bestimmt, aber notirt, dass in einem kleinen Bassin mit Caryophyllien (mit Filtrireinrichtung, so dass keine Larve fortschwimmen konnte) während des Mai täglich 3—4, im ersten Dritttheil des Juni täglich 10—12, im zweiten Dritttheil dieses Monats täglich etwa 20 Larven ausschlüpften, später aber ihre Anzahl rasch abnahm. Es scheint also die Geburt der Larven, wenn man von einem Jahr auf das andere schließen darf, hauptsächlich im Juni vor sich zu gehen.

Die Larven sind beim Ausschlüpfen von etwas verschiedener Größe und verschieden weit entwickelt. Ich constatirte, dass immer schon die Schlundeinstülpung und mehrere Parietes angelegt waren[1], wenn sich auch letztere noch nicht am lebenden Thier erkennen lassen. Die Farbe ist gelblich weiß und kommt zu Stande, indem das undurchsichtige bräunliche Entoderm durch das farblose Ektoderm schimmert. Die Bewegung geschieht vermittels zahlreicher Wimpern, die überall dem Ectoderm aufsitzen, und zwar ist immer der aborale Pol nach vorn, der Mund nach hinten gekehrt. Die kleinsten (jüngsten) Larven von 0,8 mm Länge und 0,5 mm Durchmesser haben zuerst eine birnförmige Gestalt, indem das orale (hintere) Ende meist dick und abgerundet, das aborale (vordere) dagegen spitz geformt ist. Sie beginnen sich aber bald zu strecken, verändern oft ihre Form und werden schließlich mehr oder weniger elliptisch. Die größeren Larven sind in der Regel schon von Anfang an schlanker (bis 1,2 mm lang und 0,5 mm dick), mehr elliptisch, und das hintere (orale) Ende ist etwas dünner ausgezogen (Taf. 34 Fig. 4). Durch starke Streckung wird die Form zuweilen nahezu cylindrisch, mit abgerundetem Vorder- und fast ganz abgeplattetem Hinterende (Verhältnis von Länge und Breite bis 4,5 : 1). Die Vorwärtsbewegung der Larven geschieht ziemlich schnell, aber nicht immer gleichförmig:

---

[1] Einige wenige jüngere Larven ohne Einstülpung und ohne Scheidewände sammelte Herr Dr. List im Juli 1894. Sie wurden conservirt und geschnitten, reichten aber nicht für eine gründliche Untersuchung dieses Stadium aus.

manchmal halten sie plötzlich inne und biegen dann häufig das Vorderende etwas nach unten, häufig rotiren sie um ihre Hauptachse. Die Richtung der Bewegung ist manchmal gerade, meistens aber, besonders wenn sie an der Oberfläche des Wassers, die sie bevorzugen, schwimmen, ist die Bahn kreisförmig, und ich beobachtete, dass der Durchmesser des beschriebenen Kreises bis unter 20 mm heruntergehen kann. In diesem Fall ist die Hauptachse des Körpers der Form den Bahr entsprechend etwas gekrümmt.

Gegen Anfang Juni nehmen einige der größten Larven Kugelform an, bewegen sich langsamer und unregelmäßiger und platten sich nach und nach in der Richtung der Längsachse mehr und mehr ab, um sich endlich mit dem aboralen Pol (bisher Vorderende) an die Glaswand festzusetzen (1895 die ersten am 10. Juni). Schon längere Zeit vor dem Festsetzen werden die Parietes in Form von mehr oder weniger tief eingeschnittenen Furchen auf dem undurchsichtigen Entoderm äußerlich sichtbar, und zu gleicher Zeit wird die ursprünglich rundliche Mundöffnung deutlich elliptisch. Die Befestigung ist nicht immer gleich definitiv, denn es ließ sich nicht selten beobachten, dass schon einen oder selbst mehrere Tage lang angesetzte Larven sich ohne erkennbare Ursache wieder loslösten, die vorige Gestalt annahmen und herumschwammen. Besonders häufig tritt dieser Fall bei solchen neu angesetzten Larven ein, welche mit ihrer Unterlage aus ruhigem in stark bewegtes Wasser gebracht werden. Kräftig bewegtes Wasser scheint überhaupt der Fixirung Schwierigkeiten zu bereiten. Denn ich beobachtete in solchem gehaltene Larven, die acht, vielleicht auch mehr Tage lang durch die Strömung herumgetrieben wurden, trotzdem sie schon deutlich scheibenförmig geworden waren und acht deutliche Einkerbungen an den Stellen der Parietes besaßen. Ich hoffte, an solchen Exemplaren die ersten Skeletbildungen aufzufinden, doch gelang es mir niemals, selbst nicht bei Anwendung von polarisirtem Licht, in den Ectodermzellen Kalkkrystalle nachzuweisen.

Die festsitzenden Larven, die man jetzt wohl besser als junge Polypen bezeichnet, nehmen bald die Form eines abgestumpften Kegels an, von etwa 1,4 mm Durchmesser und geringer aber veränderlicher Höhe, der mit seiner Grundfläche der Glaswand oder einem anderen festen Gegenstand aufsitzt[1]. In diesem Stadium sind

[1] Einige Male fand ich junge Polypen, die zum Theil mit der Seitenwand aufgewachsen waren und ein unregelmäßiges Skelet besaßen. Leider waren ihrer

zwölf Parietes deutlich entwickelt und zu sechs Paaren gruppirt, doch reichen von ihnen nur acht bis zum Schlundrohr, während die vier übrigen kurz sind und schon weit vom letzteren entfernt enden. Die zwölf Tentakel scheinen ziemlich gleichzeitig aufzutreten, doch ist dies schwierig mit einiger Sicherheit festzustellen, da sie sehr contractil und im eingezogenen Zustand leicht zu übersehen sind. Mir ist es passirt, dass ich an Exemplaren, an denen ich schon deutlich kleine rundliche Tentakelausstülpungen gesehen hatte, einige Stunden später solche nicht mehr auffand. Einige Beobachtungen sprechen für ein Nacheinanderentstehen der Tentakel (ähnlich wie bei anderen Korallen beobachtet wurde). So gelang es mir einmal, eine noch schwimmende Larve zu zeichnen, die deutlich sechs Tentakel, den sechs ersten Septen entsprechend, besaß, wie denn auch an den meisten Exemplaren mit schon zwölf Tentakeln die über den Septen stehenden kräftiger sind, als die über den noch der Septen entbehrenden Interparietalräumen. Ein ander Mal beobachtete ich ein eben festgesetztes Individuum mehrere Tage lang und sah daran erst zwei Tentakel über den sagittalen Septen, später zwei über den dorsolateralen Septen, nachher wieder zwei über den ventro-lateralen Septen und zuletzt noch zwei über den dorsalen Interseptalräumen auftreten. Etwas später waren alle zwölf Tentakel vorhanden. Ein anderer ganz junger Polyp hatte erst einen Tentakel über dem ventralen Septum.

Das Skelet kann man am lebenden Polypen nur von einem gewissen Stadium an in seinen Einzelheiten erkennen, sein Vorhandensein im frühesten Zustand wird am einfachsten nachgewiesen, indem man die auf Deckgläsern angesiedelten Polypen von der Basis aus bei durchfallendem Licht, schwacher Vergrößerung und gekreuzten Nicols betrachtet. Man erkennt auf diese Weise schon ganz dünne Basalplatten, weil die sie zusammensetzenden Krystalldrusen auf dunklem Grund hell und farbig erscheinen. Später sieht man an gut ausgestreckten Exemplaren, deren Weichtheile nun immer durchsichtiger werden, bei durchfallendem Licht die sechs Septenanlagen als dunkle radial gerichtete Körper nahe der Peripherie und nach kurzer Zeit einen weniger scharfen, mit der letzteren parallel laufenden und ihr ganz nahe liegenden dunklen Rand, die Mauerplatte. Sehr verbreitern sich die Septen da, wo sie mit der Mauerplatte zu-

---

zu wenig, um diese Abweichungen, die vielleicht Licht auf Eigenthümlichkeiten der paläozoischen Korallenskelette werfen könnten, weiter zu verfolgen.

sammentreffen, während sie gleichzeitig an Höhe und Länge zunehmen (man vgl. Fig. 1). Jetzt sind die Weichtheile der jungen Polypen schon sehr contractil und im vollkommen ausgestreckten Zustand fast farblos und durchsichtig, im zusammengezogenen gelblich. Bei der Contraction wirken die Retractoren der Parietes, und die Außenwand zieht sich in Form einer Ringfalte über die sehr verkürzten Tentakel, von denen nur die runden Köpfchen etwas heraussehen.

Bis Mitte Juli hatten die jungen Caryophyllien nur wenig an Größe zugenommen. Ihre Farbe war, wie vorhin gesagt, zart gelblich. Die Tentakel hatten sich noch nicht weiter vermehrt, waren aber größer geworden und zeigten regelmäßig angeordnete Ansammlungen von Nesselkapseln, die bei der Betrachtung sich als weiße undurchsichtige Flecken abheben. Die Parietes waren etwas weiter gewachsen, und die Filamente der acht zuerst entstandenen hatten sich deutlich vergrößert. Ziemlich viel waren die sechs schon vorhandenen Septen in die Höhe und in die Länge gewachsen, und auf der ebenfalls höher gewordenen Mauerplatte erschienen eben die Septen des zweiten Cyclus als kleine gratförmige Erhöhungen.

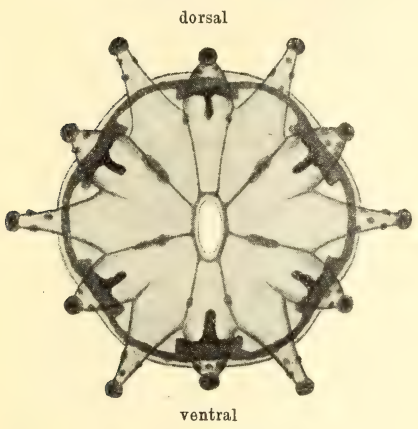


Fig. 1. Jugendstadium von *Caryophyllia cyathus* aus Nisita bei Neapel, vollständig ausgestreckt. Ungefähr 30 mal vergrößert, bei durchfallendem Licht nach dem Leben gezeichnet. Die sechs Tentakel über den Septen sind steiler gestellt als die sechs übrigen, an allen sind die Nesselknöpfe deutlich als dunklere Massen erkennbar (undurchsichtig). Die acht längeren und die vier kürzeren Parietes sind zu sehen. Vom Skelet lassen sich die sechs primären Septen und die Theca unterscheiden. Mund langgestreckt elliptisch.

Von Lebenserscheinungen kann außer dem Eingangs Erwähnten nur Weniges angemerkt werden. Die Wimperbewegung an der Außenseite wird schon einige Zeit vor dem Festsetzen geringer und hört bald nachher ganz auf, auch wurden dort, selbst bei Untersuchung mit stärkerer Vergrößerung, Wimperhärchen nicht mehr aufgefunden. Dagegen zeigte sich eine starke Strömung an der Schlundwand und an den Filamenten, welche eine reichliche Bewimperung dieser Theile beweist. Die Ausdehnung und Zusammenziehung von Leibeswand, Tentakeln, Schlund und Parietes wechselt häufig. Das Schlundrohr ist oft so erweitert,

dass man durch die Mundöffnung einen großen Theil des Bodens und der Filamente erblickt, oft ist er auch zu einer linealen Spalte zusammengezogen. Nur einmal sah ich, wie durch den Mund ein bräunlicher Ballen (mir schien er aus Algen oder Diatomeen zusammengesetzt) eingeführt wurde, der schnell den Schlund passirte und noch einige Zeit lang im Innern wahrnehmbar blieb (vielleicht Nahrungsaufnahme). Von den Tentakeln sind fast immer die etwas längeren, über den Septen stehenden, wie schon oben angedeutet, ziemlich senkrecht aufgerichtet (vgl. Fig. 1), während die kleineren mehr nach außen gerichtet sind, so dass, besonders bei einem gut ausgestreckten ruhigen Thier, beide Tentakelkreise sich sehr deutlich von einander unterscheiden. Beim Zurückziehen werden die secundären Tentakel viel mehr verkürzt als die primären und sind an contrahirten Polypen oft ganz unter der Ringfalte verschwunden, während von letzteren die Köpfchen noch hervorragen und einen Kreis um die Mundöffnung bilden. Mit absolutem Alkohol rasch überschüttete Exemplare ziehen sich rasch zusammen, doch wird oder bleibt gewöhnlich der Schlund nebst der Mundöffnung sehr erweitert.

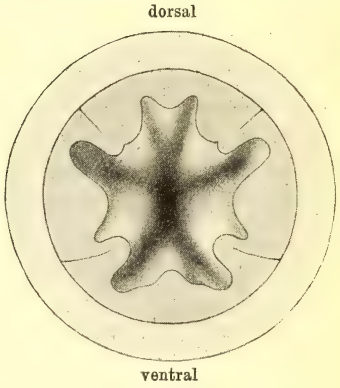


Fig. 2. Oraler Theil einer Larve mit vier deutlichen Parietes, reconstruirt, von innen gesehen. Schlund noch wenig differenzirt, die ventralen Parietes sind weiter entwickelt als die dorsalen. In den Interparietalräumen die Vorsepten, von denen acht hier erkennbar sind. Die drei ventralen heben sich noch am wenigsten von einander ab.

Wie schon erwähnt, sind die Larven (im Gegensatz zu den festsitzenden jungen Polypen) sehr undurchsichtig, und desshalb ist an lebenden Individuen nicht viel vom inneren Bau zu sehen. Auch getödtete und mit Cedernöl durchscheinend gemachte Exemplare reichen zur Erkennung der Anatomie nicht aus. Ich habe desshalb eine größere Anzahl von schwimmenden Larven auf verschiedene Weise abgetödtet (Sublimat giebt die besten Resultate, wenn auch Osmium die äußere Form richtiger erhält) und sie dann auf die übliche Weise in Schnittserien zerlegt. Leider waren unter dem reichen Material, das ich selbst im Frühling 1895 und Herr Dr. List im Frühling 1894 gesammelt hat, nur wenige Exemplare, die jüngeren Stadien als dem mit vier Parietes angehörten, vorhanden, so dass ich über diese fast nichts sagen kann. Die jüngsten

Larven, von denen mir Schnitte vorliegen, haben in ihrem Bau große Ähnlichkeit mit den von mir früher beschriebenen jungen Larven von *Gorgonia*. Sie bestehen aus einer scharf begrenzten äußeren Zellschicht, dem Ectoderm, und einer kern- und vacuolenhaltigen inneren Masse, dem Entoderm, das im Centrum eine mehr oder weniger regelmäßige Höhlung aufweist. Von Schlundeinstülpung und von Scheidewänden ist noch keine Spur vorhanden. — Einige wenige Exemplare, die vielleicht den Anfang der Schlundeinstülpung und die ersten Parietesanlagen besitzen, sind so unglücklich geschnitten, dass ich eine Deutung im Einzelnen nicht zu geben wage. Ich muss mich daher darauf beschränken, die Stadien von den Larven mit vier Parietes an bis zum Festsetzen zu schildern, und werde dies der Einfachheit wegen in der Art ausführen, dass ich von jedem Stadium eine Querschnittserie beschreibe und durch einige Contourbilder erläutere. Statt der bildlichen Darstellung einer großen Anzahl von Querschnitten, was allerdings bequemer und imponirender gewesen wäre, habe ich durch Aufeinanderprojicirung jener einige körperliche Modelle hergestellt und hier in Autotypie wiedergegeben. Sie mussten natürlich etwas schematisch gehalten werden, doch sind sie dafür auch deutlich und übersichtlich.

Ich beginne mit der Schilderung des Stadiums von vier Parietes und habe nur noch die Bemerkung vorauszuschicken, dass die Larven fast zu einer Kugel zusammengezogen sind, und wahrscheinlich ein Theil der späteren Mundscheibe mit eingestülpt ist, so dass die Schlundregion trotz ihrer Kürze doch immer noch etwas zu lang erscheint.

Die ersten zehn Schnitte bestehen nur aus Ectoderm, in welchem große Nesselkapseln besonders hervortreten, und besitzen in der Mitte eine kreisrunde Öffnung, die Anfangs ziemlich klein ist, sich aber nach und nach etwas vergrößert. Auf dem 13. Schnitt ist die Öffnung deutlich elliptisch, und es tritt concentrisch mit dem Umriss ein ringförmiger Streifen auf, das Entoderm, welches sich in den folgenden Schnitten verbreitert und gegen das Ectoderm, das von ihm in zwei Zonen (Wandectoderm und Schlundectoderm) getrennt wird, sich mit je einer scharfen dunklen Linie abgrenzt (Fig. 3). Diese beiden concentrischen Linien, die Stützmembranen (Mesoderm) der Wand und des Schlundes, werden mit einander durch vier zarte radiale Linien, die Stützmembranen der vier ersten Parietes, verbunden, welche auf den nächsten Schnitten sich noch etwas deutlicher abheben. Sie liegen symmetrisch zur Sagittalebene, und zwar

die dorsalen näher an dieser als die ventralen. — Vom 19. Schnitt an treten im Entoderm ziemlich gleichzeitig vier dunklere (kernreichere) Stellen auf, und zwar je eine zwischen dorsalen[1] und ventralen, zwei zwischen den beiden ventralen Parietes. Auf dem 23.—25. Schnitt entstehen an den genannten Stellen rundliche Öffnungen, die oralen Enden von vier Interparietalräumen, und zugleich tritt an dem dorsalen Pol der inneren Schlundumgrenzung eine deutliche Einbuchtung auf (Fig. 4). — Auf Schnitt 27—28 fließen die vier beschriebenen Öffnungen durch radial nach innen sich erstreckende Fortsätze mit dem Innenraum des Schlundes zusammen, die dorsale Einbuchtung spaltet sich, und aus ihrem Grunde ragt jetzt ein zungenförmiger Lappen hervor (Fig. 5). Hier hört das Schlundrohr als solches auf, und in den Binnenraum der Larve ragen dafür sechs Längswülste: der eben angeführte im Querschnitt zungenförmige von der Dorsalseite her, ein ähnlicher etwas breiterer ihm gegenüber (zwischen den einander näher stehenden Lücken) von der Ventral-

Fig. 3.

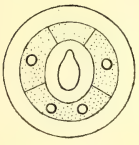


Fig. 4.

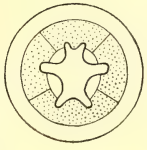


Fig. 5.

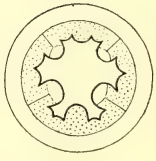


Fig. 6.

seite aus — beide sollen als Vorsepten bezeichnet werden — und dann vier andere, welche sich als Parietes zu erkennen geben, weil sie die entsprechenden Stützlamellen umhüllen. In den folgenden Schnitten treten Anfangs die Parietes deutlicher hervor (Fig. 6), was noch auffälliger wird, weil sich auf sie das dunkler gefärbte Ectoderm des Schlundes fortsetzt, verjüngen sich aber später und verstreichen zuletzt vollständig (Schnitt 82—85). Die Vorsepten unterscheiden sich von den Parietes durch ihre Structur, welche ausschließlich entodermal erscheint und dadurch, dass sie nach dem aboralen Ende hin immer mächtiger werden. Außerdem erfahren sie eine Vermehrung. Schon auf Schnitt 30 treten in den Lücken zwischen ihnen und den Parietes und ebenso zwischen jenen Vorwölbungen auf, die sich auf späteren Schnitten ebenfalls als Vorsepten aus-

[1] Die Ausdrücke »dorsal« und »ventral« verwende ich in dem Sinn wie Boveri und Andere, ohne damit Homologien mit anderen Typen andeuten zu wollen.

weisen, so dass hier schon die Zahl 8 erreicht wird. Auf den nächsten Schnitten spalten sich noch die Vorwölbungen zwischen den Parietes jeder Seite und die beiden rechts und links neben dem ventralen Vorseptum gelegenen, und wir haben also hier zwölf Vorsepten (Fig. 2 und 6), von denen, der Deutlichkeit wegen sei dies nochmals gesagt, zwischen den beiden dorsalen Parietes drei, zwischen je einer dorsalen und einer ventralen zwei und zwischen den beiden ventralen fünf liegen. — Vom Schnitt 80 an verringert sich die Anzahl der Vorsepten wieder, und zwar in der Weise, dass eines nach und nach immer breiter wird, und schließlich sein Nachbar in ihm aufgeht. Das Verschwinden erfolgt nicht immer in gleicher Ordnung, doch scheint mir eine umgekehrte Reihenfolge, wie die beim Entstehen geschilderte häufiger zu sein. Zuletzt, von Schnitt 90 an, verschmelzen die noch übrig gebliebenen sechs oder vier Vorsepten im Centrum mit einander, und es bleiben nur noch einzelne Lücken als Rest der inneren Höhlung übrig, bis denn auch diese verschwinden, und das ganze aborale Ende der Larve von einer gleichmäßigen, soliden Entodermmasse ausgefüllt wird.

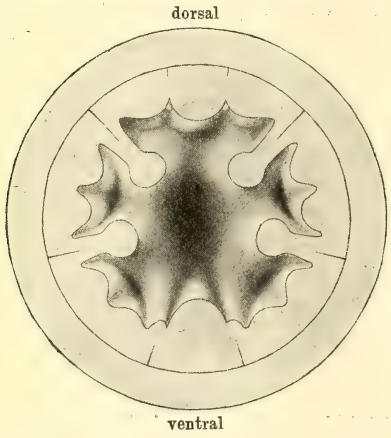


Fig. 7. Oraler Theil einer Larve mit sechs deutlichen Parietes, von innen. Schlundrohr deutlich differenzirt. Filamente an den vier ersten Parietes. Ein viertes Paar ist nur auf wenigen (3—4) Schnitten wahrnehmbar (dorsal). Zwölf Vorsepten.

Stadium mit sechs Parietes. Die ersten zwanzig Schnitte verhalten sich sehr ähnlich wie beim vorigen Stadium. Die centrale Öffnung ist erst kreisförmig, verengt sich nachher, um dann wieder größer und elliptisch zu werden, wobei sich hauptsächlich der sagittale Durchmesser vergrößert und schließlich das Doppelte des Querdurchmessers erreicht. Auf den folgenden Schnitten erkennt man neben den Stützlamellen der vier ersten Parietes noch zwei neue, ventral gelegene, und wie vorhin erscheinen nun die oralen Enden der Interparietalräume, aber hier in Fünfzahl und nicht wie dort als rundliche Löcher, sondern als schmale der Peripherie nahezu parallele, aber etwas nach innen gebogene Spalten. Auf dem 30. Schnitt entstehen ganz ähnlich, wie beim vorigen Stadium beschrieben, von der Höhlung des Schlundes

ausgehend andere Spalten, senkrecht zu den fünf vorhandenen, und am ventralen Pol auf ähnliche Weise eine Einbuchtung, wodurch die Wand des Schlundrohrs in sechs Theile getrennt wird. Diese runden sich auf den weiteren Schnitten ab und sind nun deutlich als sechs Parietes zu erkennen, von denen die vier größeren (dem vorigen Stadium entsprechenden) deutliche Filamente tragen (Fig. 8). Zwischen je zwei Scheidewänden erhebt sich ein Vorseptum, doch schon einige Schnitte weiter erscheint das dorsale durch zwei Einkerbungen in drei, die übrigen durch eine Einkerbung in zwei Wülste getheilt, nur das ventrale bleibt einfach. Es sind also hier wieder zwölf Vorsepten vorhanden (Fig. 7, welche übrigens von der hier beschriebenen Schnittserie dadurch etwas abweicht, dass die Anlage eines vierten Paares von Scheidewänden zu bemerken ist). Mehr nach der Mitte der Larve zu werden zuerst die zwei neu hinzugekommenen Parietes schnell kleiner, um bald zwischen den benachbarten Vorsepten zu verstreichen. Die vier älteren bleiben länger bestehen, verjüngen sich aber schon ungefähr auf dem 50. Schnitt sehr bedeutend und sind in der Mitte der Larve nur noch als kleine Hervorragungen zu erkennen, die dann bald in den Vorsepten aufgehen. Eine deutliche Grenze des hohen ektodermalen Epithels, welches die Parietes vom Schlund an bekleidet, gegen das aborale Ende zu konnte ich nicht auffinden. Die zwölf Vorsepten werden in den Schnitten nach dem 50. immer mächtiger. Hinter der Mitte beginnen sie ziemlich regelmäßig durch gegenseitige Verschmelzung an Anzahl auf acht, nachher sechs, zuletzt vier (Fig. 9) abzunehmen und sich endlich zu einer Masse zu vereinigen. In den meisten Fällen ließ sich feststellen, dass die angeführte Reduction in gleicher Art stattfindet, wie deren Vermehrung, so dass die Spalten zwischen den letzten vier Vorsepten genau den ersten vier Parietes, von deren Stützlamellen sich oft noch lange Spuren nachweisen lassen, entsprechen.

Fig. 8.

Fig. 9.

Stadium mit acht Parietes. Die Serien von diesem Entwicklungsstadium verhalten sich zwar, je nachdem die jüngeren Parietes mehr oder weniger weit entwickelt sind, etwas verschieden von einander, zeigen aber doch so viel Übereinstimmung mit dem vorigen Stadium, dass es wohl genügen wird, einige Abweichungen von diesem anzugeben. Der gleichzeitig erscheinenden Querschnitte der

Interparietalräume sind manchmal sieben, manchmal acht; ersterer Fall tritt ein, wenn das jüngste Paar Scheidewände noch sehr klein ist, im andern Fall entsprechen die acht Lücken genau den acht Interseptalräumen und sind meist spaltförmig convex nach dem Centrum hin gebogen, entsprechend den acht über das Ende des Schlundrohres herauf sich erstreckenden Vorsepten (Taf. 34 Fig. 2). Der Schlund ist länger als auf den vorigen Stadien und erscheint viel selbständiger, ebenso die Parietes, an denen man zum Theil schon deutlich die Abgliederung des Filaments erkennen kann. Immer reichen die vier älteren viel weiter hinunter als die vier jüngeren.

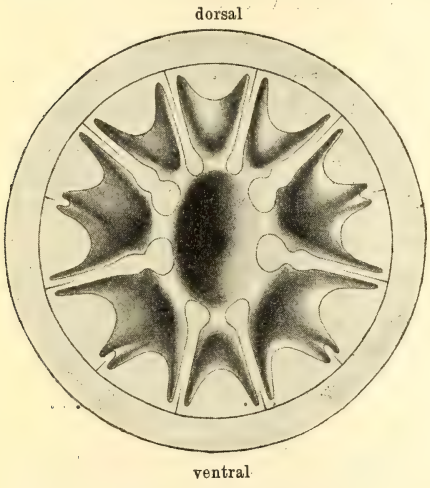


Fig. 10. Oraler Theil einer Larve kurz vor dem Festsetzen, von innen gesehen. Schlundrohr sehr deutlich, acht Parietes gehen an dasselbe, vier andere sind neu angelegt. 12 Vorsepten.

Die Vorsepten theilen sich ungefähr in der Höhe des Schlundendes in der vorhin beschriebenen Weise, so dass ihrer zwölf werden, welche nach unten mit einander verschmelzen. Die Verschmelzung erfolgt nicht selten zwischen zwei symmetrisch zu einander liegenden Vorsepten verhältnismäßig bald, so dass durch sie eine Strecke weit die Körperhöhle in zwei Theile, die in der Regel ungleich sind, getheilt wird.

Ein Stadium mit zehn Parietes konnte ich wegen der Schwierigkeit, die jüngsten Parietes in ihrem ersten Auftreten zu beobachten, nicht feststellen.

Stadium mit 12 Parietes. Dieses Stadium zeichnet sich vor Allem durch die scharfe Ausprägung des Schlundrohrs und der acht älteren Parietes aus, von denen die vier ersten schon deutliche Verdickungen an den Stellen zeigen, wo die Längsmuskelfasern (Retractoren) am besten entwickelt sind (Taf. 34 Fig. 2). Filamente, wenn auch in sehr verschiedener Ausbildung, lassen sich schon überall erkennen und reichen an den vier größeren Parietes schon fast bis zum aboralen Ende der Körperhöhle (Fig. 11). Die vier neuen Parietes entstehen in den bisher noch freien Lücken zwischen den Vorsepten und sind relativ klein, reichen auch selten weit unter das Schlundende, doch lassen sich die ihnen zugehörigen Mesoderm-

lamellen oft viel weiter verfolgen. Die zwölf Vorsepten sind sehr gleichmäßig ausgebildet, ihre Abhängigkeit von einander ist zum Theil in Fig. 10 und 11 noch zu erkennen.

Mit diesem Stadium schließt das Larvendasein der *Caryophyllia* ab; sie wird durch ihre Festsetzung zum jungen Polypen. Die hierdurch bedingten Gestaltsveränderungen werden am besten an Längsschnitten erkannt, welche zeigen, wie nach und nach sich die aborale Körperhälfte abflacht und sich der Unterlage anlegt. Die Vorsepten erscheinen nun als radial gestellte Wülste des Entoderms der Bodenfläche, wie ich sie früher von *Astroides* abgebildet habe. An den Parietes treten die schon im Larvenstadium erkannten Muskeln nun deutlicher hervor, ihre volle Ausbildung an sämmtlichen zwölf Parietes aber sowie ihre charakteristische Anordnung wird erst viel später, wenn der junge Polyp schon zwölf Septen besitzt, vollständig. Das Skelet wird von dem die Unterlage berührenden Ectoderm gebildet, das dadurch zum Calycoblastem wird.

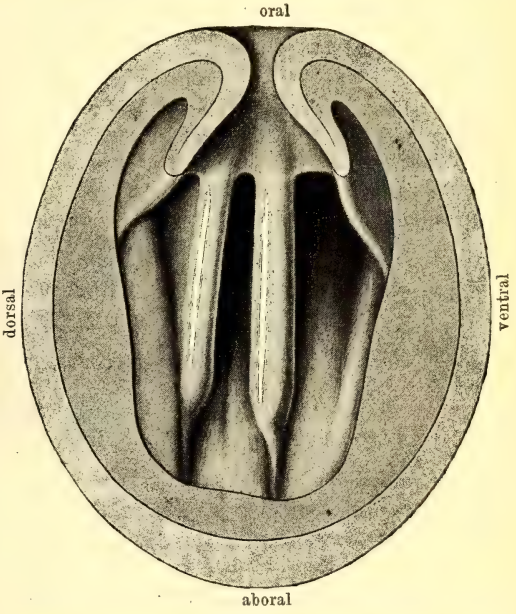


Fig. 11. Linke Hälfte einer symmetrisch (dorsal-ventral) getheilten Larve von gleichem Alter, von innen gesehen. Man erkennt die verschiedene Ausbildung der Parietes, die vier jüngsten sind zwischen den Vorsepten versteckt.

Die weiteren Umwandlungen des jungen Polypen bis zum geschlechtsreifen Thier betreffen hauptsächlich das Skelet; einen Querschnitt durch die Weichtheile innerhalb der letzteren giebt Taf. 34 Fig. 1, wo auch die charakteristische Anordnung der Parietes zu sehen ist.

Der Aufbau des Skelettes wurde von seinen ersten Anfängen an an einer größeren Zahl von Stadien studirt. Es wurden zu diesem Zweck die verschieden weit entwickelten Polypen abgetödtet, und die Weichtheile durch vorsichtige Behandlung mit ganz verdünntem unterchlorigsaurem Natron oder mit Ammoniak vollständig entfernt. Die so erhaltenen reinen Skelette sind leicht bei jeder

Vergrößerung zu untersuchen und lassen sich ohne Mühe zur Darstellung der Gesammtform bei auffallendem Licht photographiren (vgl. die Autotypien Fig. 13, 14 etc.).

Die jüngsten Stadien des Skelettes bestehen allein aus der Basalplatte, welche wie bei *Astroides* aus krystallinischen Körperchen von 0,005—0,008 mm Durchmesser zusammengesetzt ist (Taf. 34 Fig. 3), aber nicht wie dort eine ringförmige Zone bildet, sondern aus sechs nahezu dreieckigen Feldern, den Interseptalräumen entsprechend, und einem von jenen umgebenen centralen Feldchen besteht (Fig. 12; ich bilde dieses erste Stadium hier nur im Umriss ab, da es sich wegen seiner Dünne nicht gut photographiren lässt. Man wird schon an der Autotypie Fig. 13 bemerken, dass der Contrast zwischen Skelet und Hintergrund durch dessen Deckung diese Photographie unnatürlich erscheinen lässt). — Durch

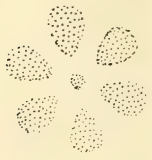


Fig. 12. Anlage der Basalplatte, etwas schematisch.

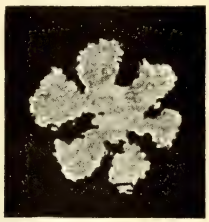


Fig. 13. Basalplatte, etwas älter, Photographie.

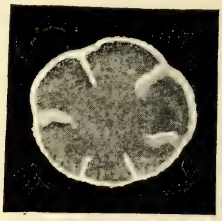


Fig. 14. Skeletanlage noch etwas älter. Basis, sechs Septen und Mauer.

Hinzukommen von neuen Kalkkörperchen vergrößern sich die Dreiecke sowohl nach ihrer Dicke als auch nach ihrer Fläche ebenso wie das mittlere Scheibchen, bis endlich alle sieben Stücke zu einem sechsstrahligen Stern mit nach außen verbreiterten und dort abgerundeten Radien verschmelzen (Fig. 13). Durch fortdauernde Vermehrung der Skeletsubstanz werden nach und nach die noch gebliebenen sechs Ausbuchtungen der Basis immer kleiner, bis sie zuletzt verschwinden, und diese dadurch zu einer nahezu kreisförmigen Platte wird. Auf dieser bilden sich an Stelle der Ausbuchtungen, und zwar ganz nahe an der Peripherie, wo diese zuletzt verschwinden, sechs radial gestellte, kleine, kantenförmige Erhebungen, die Anlagen des 1. Septencyclus. Während die Septen bald durch Wachsthum in die Höhe und in die Länge sich vergrößern, bildet sich an der Peripherie der Basis ein verdickter Rand, die Mauer, welche wegen ihrer selbständigen Entstehung als Entheka bezeichnet

werden kann. (Der einzige Fall, der bis jetzt wirklich beobachtet, nicht bloß nach der secundären Structur der fertigen Skelette hypothetisch angenommen ist.) Die Septen erheben sich nun durch Ablagerung immer neuer Kalkkörperchen an ihrem Rand zu größerer Höhe, wobei ihre Dicke wenig zunimmt. Der Schein, als würden sie viel breiter, den man bei einer Ansicht von oben empfängt, ist bedingt durch mancherlei Krümmungen, die sie während des Wachsthums erleiden. Ebenso wie die Septen wächst auch die Mauerplatte, wenn sie auch immer ziemlich viel hinter ihnen zurückbleibt (vgl. Fig. 15), auch erfolgt ihre Erhöhung nicht gleichmäßig am ganzen Rand, sondern hauptsächlich an den Stellen, wo sie mit den Septen zusammenstößt, so dass die Punkte der Peripherie, die in der Mitte zwischen zwei Septen liegen, im Wachsthum zurückbleiben (Fig. 15, 16, 17). Dabei wächst die Mauer selten senkrecht nach oben, in der Regel biegt sie sich etwas nach dem Mittelpunkte zu, so dass sie die Gestalt eines sehr abgestumpften Kegelmantels annimmt. Die eben genannten interseptalen Einbuchtungen der Mauer werden nach und nach durch das Entgegenwachsen ihrer seitlichen Ränder immer schmäler, bis sie endlich nur noch als enge Spalten erscheinen (Fig. 17). In diesem Alter erheben sich in der Mitte des Skelettes auf der Basis zwei bis vier kleine Höckerchen, welche zuerst in Form rundlicher Säulchen in die Höhe wachsen. Es sind dies die Anfänge der Columella, welche hier also selbständig angelegt wird, nicht wie bei *Asteroides* aus Fortsätzen der Septen sich aufbaut.

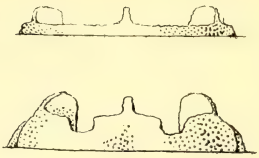


Fig. 15. Seitenansicht von jungen Skeletten in zwei verschiedenen Altersstadien.

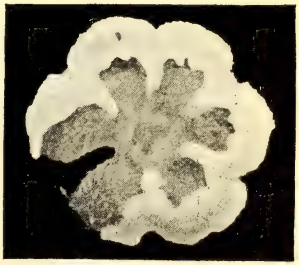
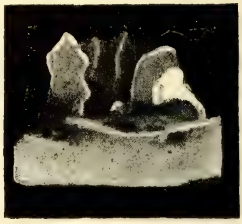


Fig. 16. Abnorm entwickeltes Skelet. An einer Stelle ist noch die Lücke in der Basis. Man sieht, dass diese einem Septum entspricht. Photographie.

Fig. 17. Ansicht eines jungen Skelets von oben mit Anlage der Columella. Die Ausbuchtungen der Mauer sind auf schmale Spalten reducirt. Photographie.

Von nun an beginnen die Septen, an ihrem freien Rand in einen deutlich gewellten Saum auszuwachsen (Fig. 18), auch die einzelnen Elemente der Columella werden mehr flachgedrückt und beginnen sich zu krümmen. Die Spalten der Mauer aber schließen sich ganz, und an ihrer Stelle ist nun ein ganz besonders energisches Wachsthum zu erkennen, welches nicht nur lappenförmige nach innen gekehrte Hervorragungen, sondern genau da, wo sich vorher die Spalte befand, auch eine nahtähnliche Verdickung der Mauerplatte zur Folge hat. Diese Verdickungen sind die Septen 2. Ordnung, wie sich leicht an wenig älteren Skeletten, wo sie deutlich als plattenförmige Erhebungen erscheinen, erkennen lässt (Fig. 18—20). Eine gute Vorstellung von dem Verhältnis der neuen Septen an der Mauer bekommt man bei der Untersuchung von der Länge nach vorsichtig zerbrochenen Skeletten in dem eben beschriebenen Entwicklungsstadium Fig. 19.

Aufsicht.



Längsbruch.

Fig. 18 und 19. Jugendskelet mit Anlage der Septen 2. Ordnung und der Columella (Fig. 19 einer Muschelschale ansitzend). Photographie.

Auch kann man hier die Höhenverhältnisse von Septen, Mauer und Columella (nur ein Höckerchen ist erhalten geblieben) gut erkennen. Von einer Epithekanlage habe ich an allen bisher beschriebenen Stadien keine Spur gefunden, immer lag die Mauerplatte innerhalb der Leibeswand, im eingezogenen Zustand dicht an sie gedrückt (vgl. dazu die Entwicklung von *Astroides*).

Bis zu dem eben geschilderten Entwicklungsstadium habe ich Bildung und Wachsthum des Skelettes an Exemplaren verfolgt, die aus Larven gezüchtet waren. Spätere, aber auch mit den vorigen übereinstimmende und deren normale Entwicklung bezeugende Stadien fand ich nicht selten unter dem von Nisita eingebrachten Material, und zwar entweder auf alten Caryophyllienskeletten oder in und auf Balanen und Muschelschalen sitzend. An ihnen beobachtete ich (wie auch an den gezüchteten Skeletten schon angedeutet, Fig. 18—20), wie die Mauerplatte sich später nach oben kegelförmig erweitert und

von ihr die späteren Septen sich erheben (Fig. 21). Wie durch weitere Ablagerungen auf Mauer und Septen die erstere schließlich ganz in den letzteren aufgeht, wurde a. a. O. (Skelet der Steinkorallen) aus einander gesetzt. Hier mag nur kurz erwähnt werden, dass die vorhin schon geschilderten wellenförmig gekrümmten Säume der Septen mit den Elementen der Columella und ebenso diese unter einander verschmelzen. Viel später trennen sich von den Rändern der Septen des dritten Cyclus als mehr und mehr selbständig werdende Lappen die Pali ab, und damit erscheint das ganze Skelet in seiner ausgebildeten Gestalt, wenngleich es bei langer Lebensdauer der Koralle sich durch weiteres Wachsthum und starke Verdickung noch recht verändern kann. Eine der auffallendsten, wenn auch in der

Fig. 20. Schemat. Zeichnung eines ähnlichen Skelettes wie Fig. 18.

Fig. 21. Jugendskelet im Freien gefunden, mit 24, nicht ganz gleichmäßig ausgebildeten Septen. Verschmelzung der Septenränder mit der Columella. Photographie.

Regel viel später und durchaus nicht so regelmäßig, wie man gewöhnlich annimmt, auftretende Veränderung ist das Absterben, resp. Zurückziehen der Leibeswand von dem basalen Theile des Skelettes, welches zu dem Irrthum, die Mauerplatte von *Caryophyllia* liege auf der Außenseite der Weichtheile, Veranlassung gab.

Einige Resultate der obigen Untersuchung habe ich in der Abhandlung »Das Skelet der Steinkorallen« verwerthet. Weiter zu gehen halte ich erst für rathsam, wenn von mehreren Gruppen der »aporosen« Korallen die Entwicklung des Skelettes bekannt sein wird. Die Differenzen, welche sich in dieser Hinsicht zwischen *Astroides* und *Balanophyllia* auf der einen und *Caryophyllia cyathus* auf der anderen Seite ergeben haben, lassen noch manche interessante Thatsache erwarten.

Darmstadt, im Februar 1897.

Erklärung der Abbildungen
auf Tafel 34.

Fig. 1. Querschnitt durch einen entkalkten Polypen von *Caryophyllia cyathus* von nicht ganz 10 mm Höhe, ungefähr in der Mitte, nur $^1/_4$ abgebildet, mit drei Larven. Camerazeichnung. — *c* Columella, *s* Septum. Vergrößerung 80fach.

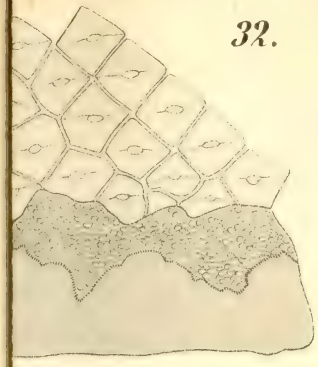
Fig. 2. Querschnitt durch eine Larve mit acht Parietes, an denen schon die Muskeln sichtbar sind, durch das orale Ende. Camerazeichnung nicht vollständig ausgeführt. Vergrößerung 400fach.

Fig. 3. Kleiner Theil einer noch sehr jungen Basalplatte, deren Elemente zeigend. Camerazeichnung. Vergrößerung 1000fach.

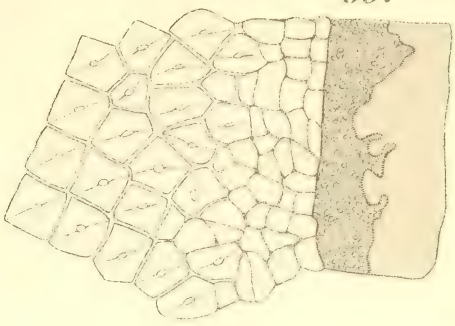
Fig. 4. Schwimmende Larve bei durchfallendem Licht nach dem Leben gezeichnet. *w* Wimpern, *e* Ektoderm, *n* Entoderm, *o* primärer Mund. Vergrößerung 40fach.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

32.



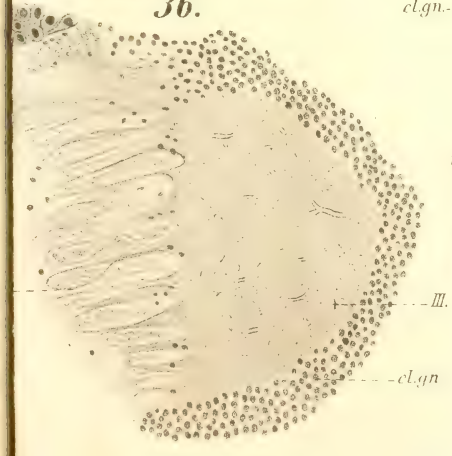
33.



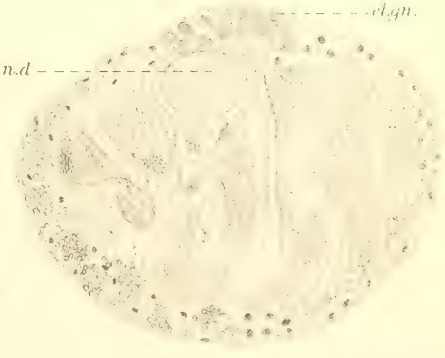
34.

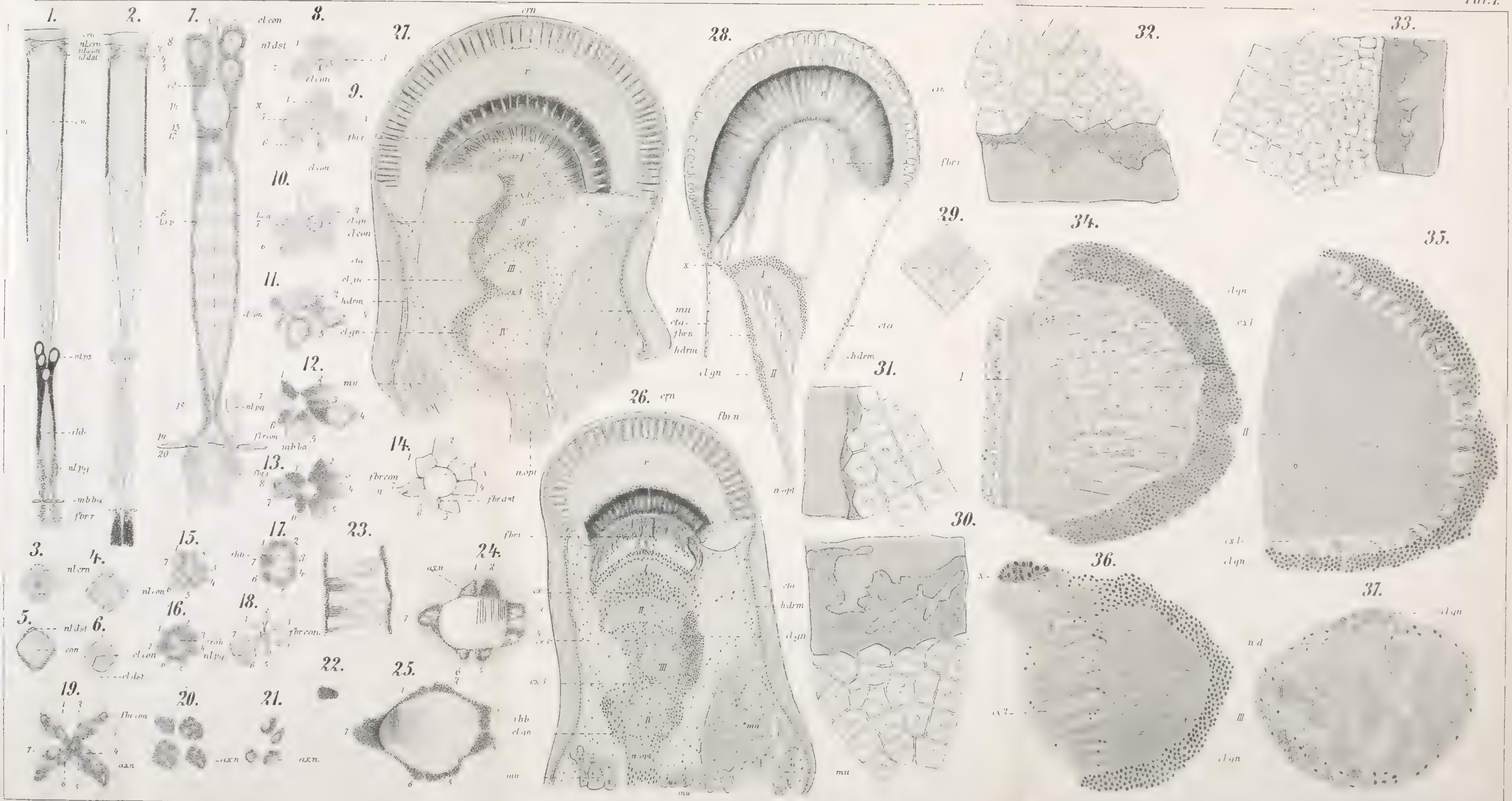
35.

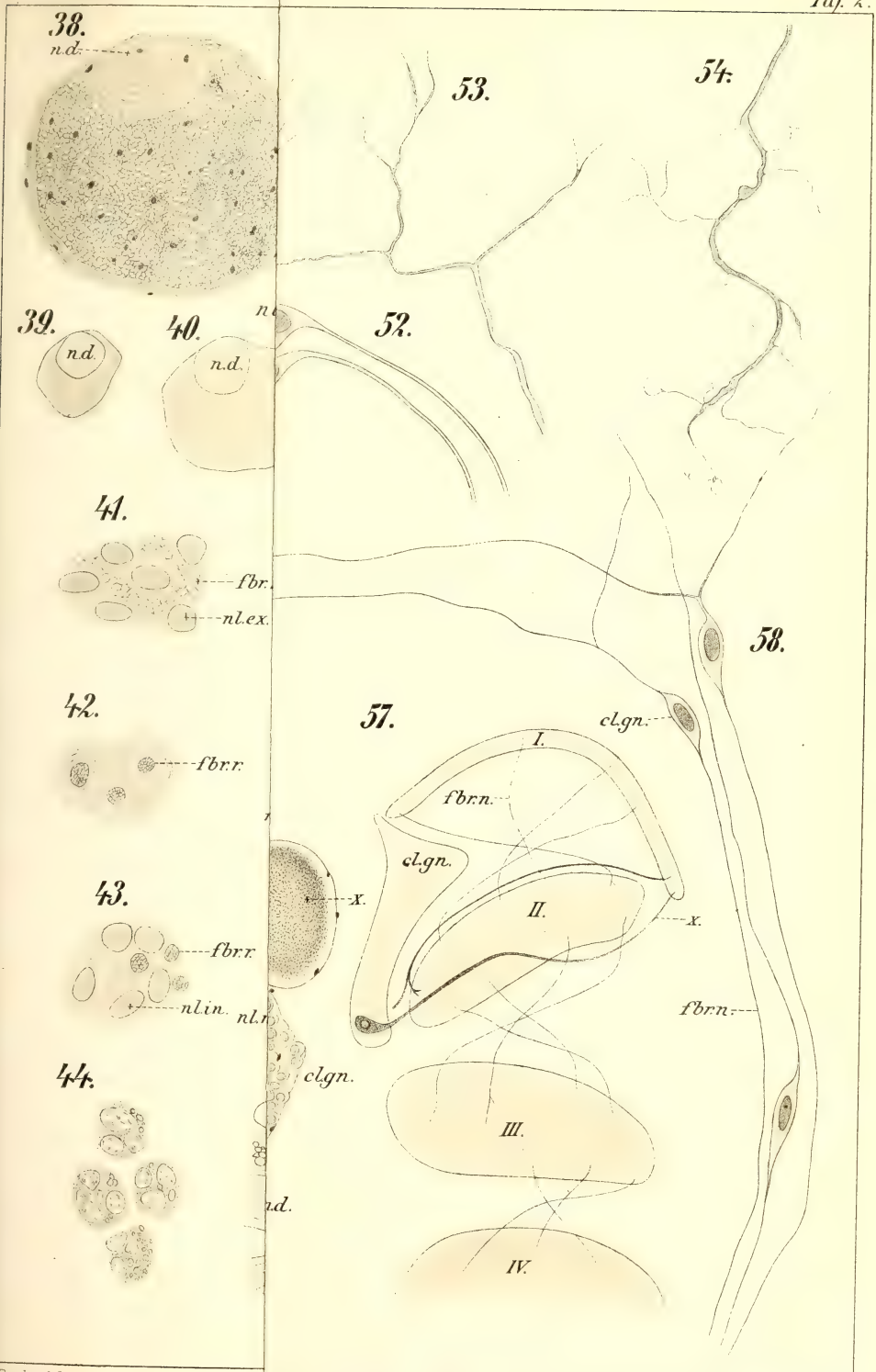
36.



37.

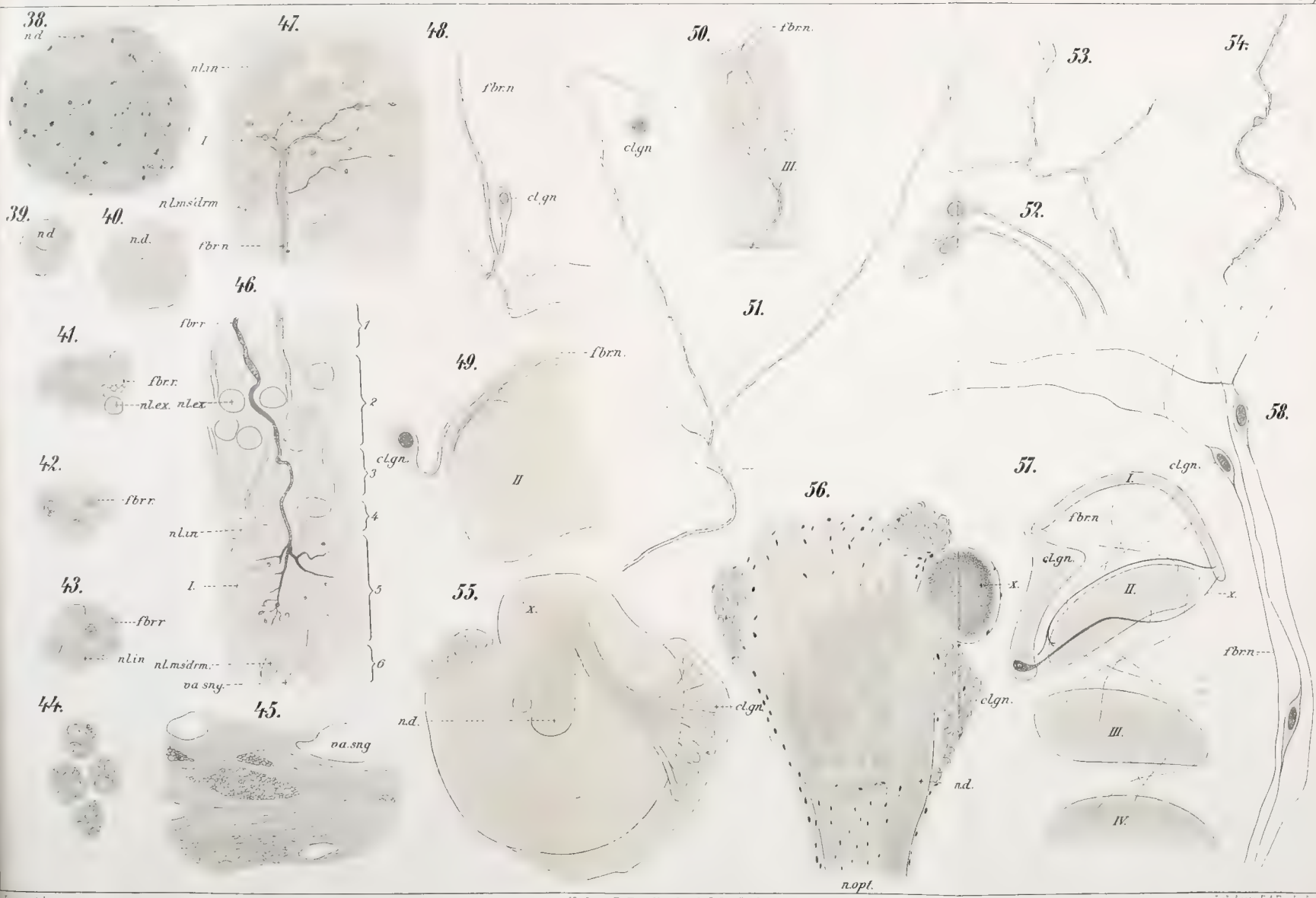



1.
2.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
27.
28.
32.
33.
29.
34.
35.
31.
26.
30.
3.
4.
5.
6.
15.
16.
17.
18.
23.
24.
22.
25.
19.
20.
21.
36.
37.



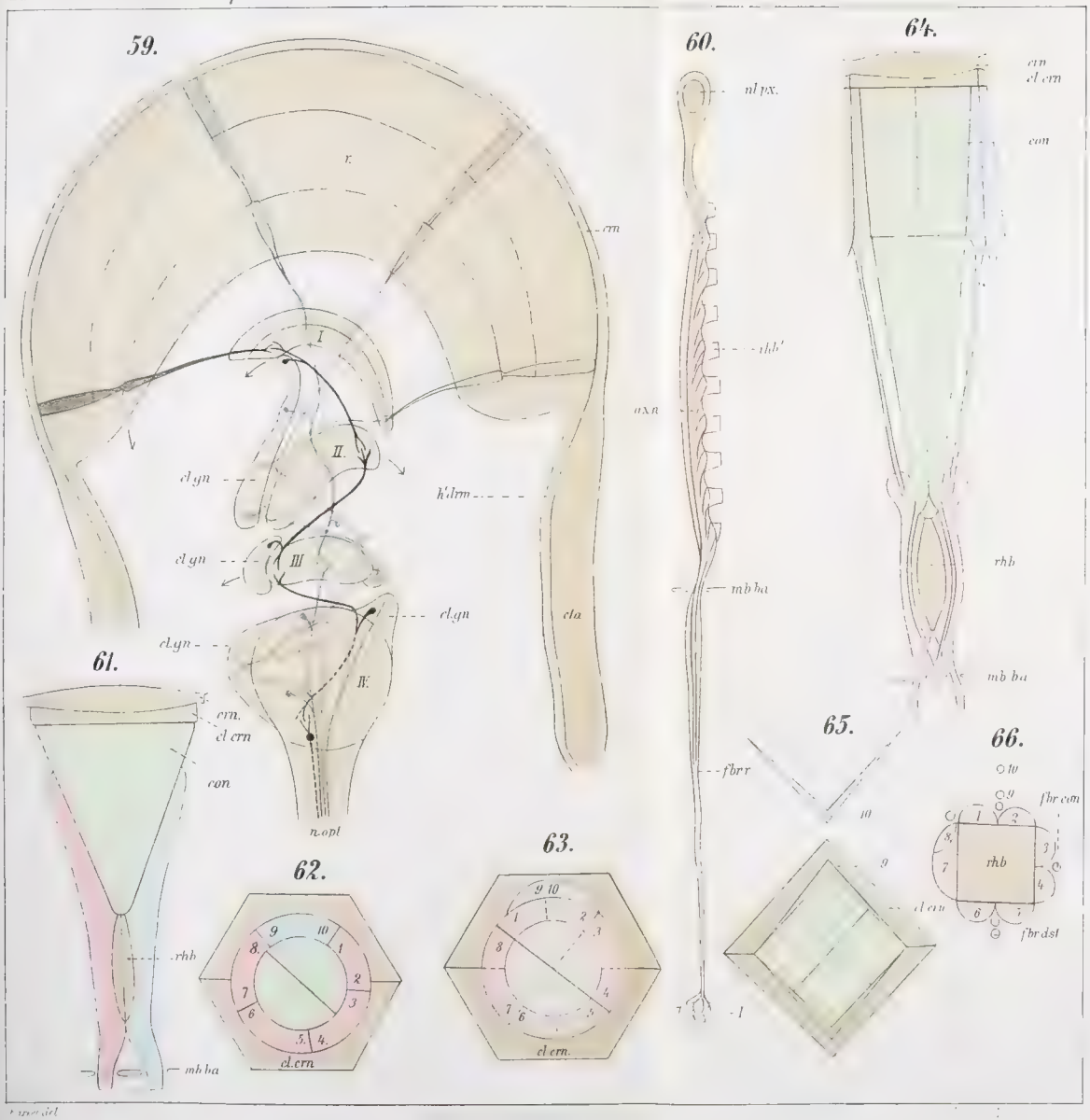
Parker del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

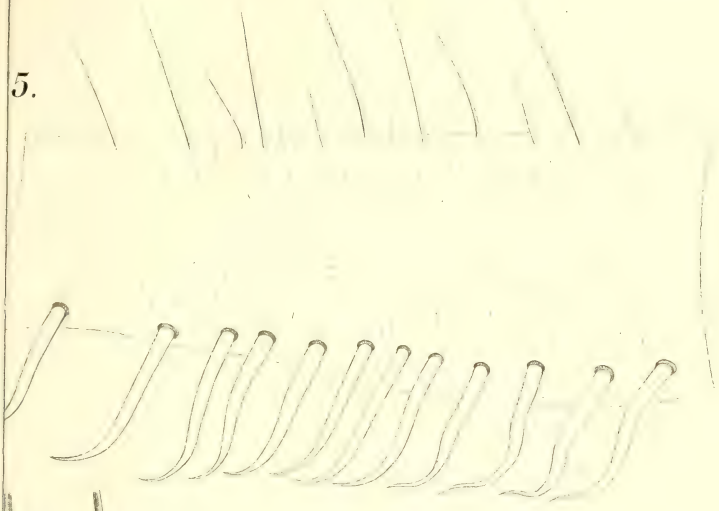

38.
n.d.
nl.in.
I.
39.
n.d.
40.
n.d.
47.
nl.msidrm.
fbr.n.
48.
fbr.n.
cl.gn.
cl.gn.
50.
fbr.n.
III.
53.
54.
52.
46.
fbr.r.
1
2
3
4
5
6
41.
fbr.r.
nl.ex.
nl.ex.
42.
fbr.r.
nl.in.
43.
fbr.r.
nl.in.
I.
nl.msidrm.
va.sny.
44.
45.
va.sng.
51.
49.
fbr.n.
cl.gn.
II.
55.
X.
n.d.
56.
X.
cl.gn.
n.d.
n.opt.
57.
cl.gn.
I.
fbr.n.
cl.gn.
II.
X.
III.
IV.
58.
fbr.n.

Mitth.a.d.Z

Parker del.

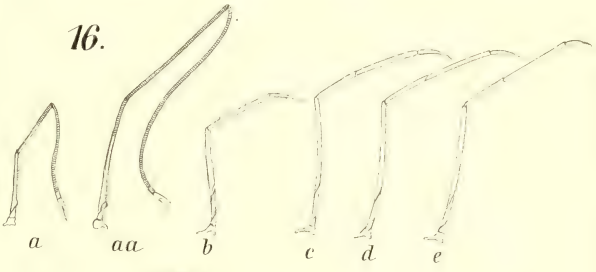

59.
r.
crn
I
II.
III
IV.
cl.gn
cl.gn
cl.gn
cl.gn
h'drm
cla
n.opt
60.
nl px.
rhb'
axn
mb ba
fbr r
1
64.
crn
cl crn
con
rhb
mb ba
61.
crn.
cl crn
con
rhb
mb ba
62.
9
10
1
2
3
4
5.
6
7
8.
cl.crn
63.
9 10
1
2
3
4
5
6
7
8
cl.crn.
65.
10
9
cl crn
66.
10
9
fbr con
1
2
3
4
5
6
7
8
rhb
fbr dst

5.

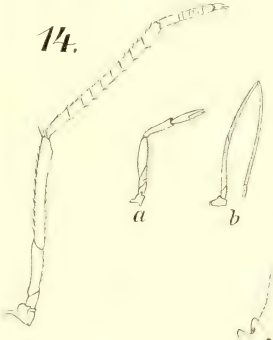


13.

16.

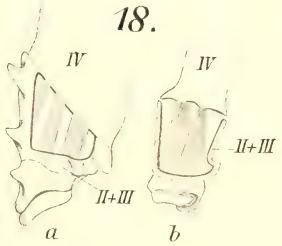


14.

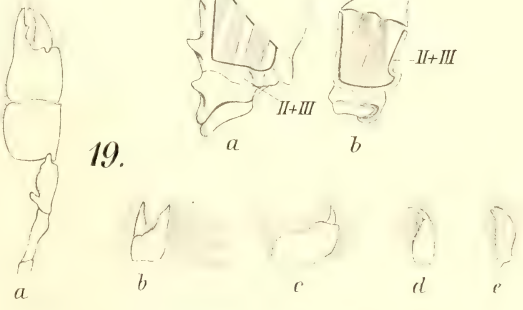


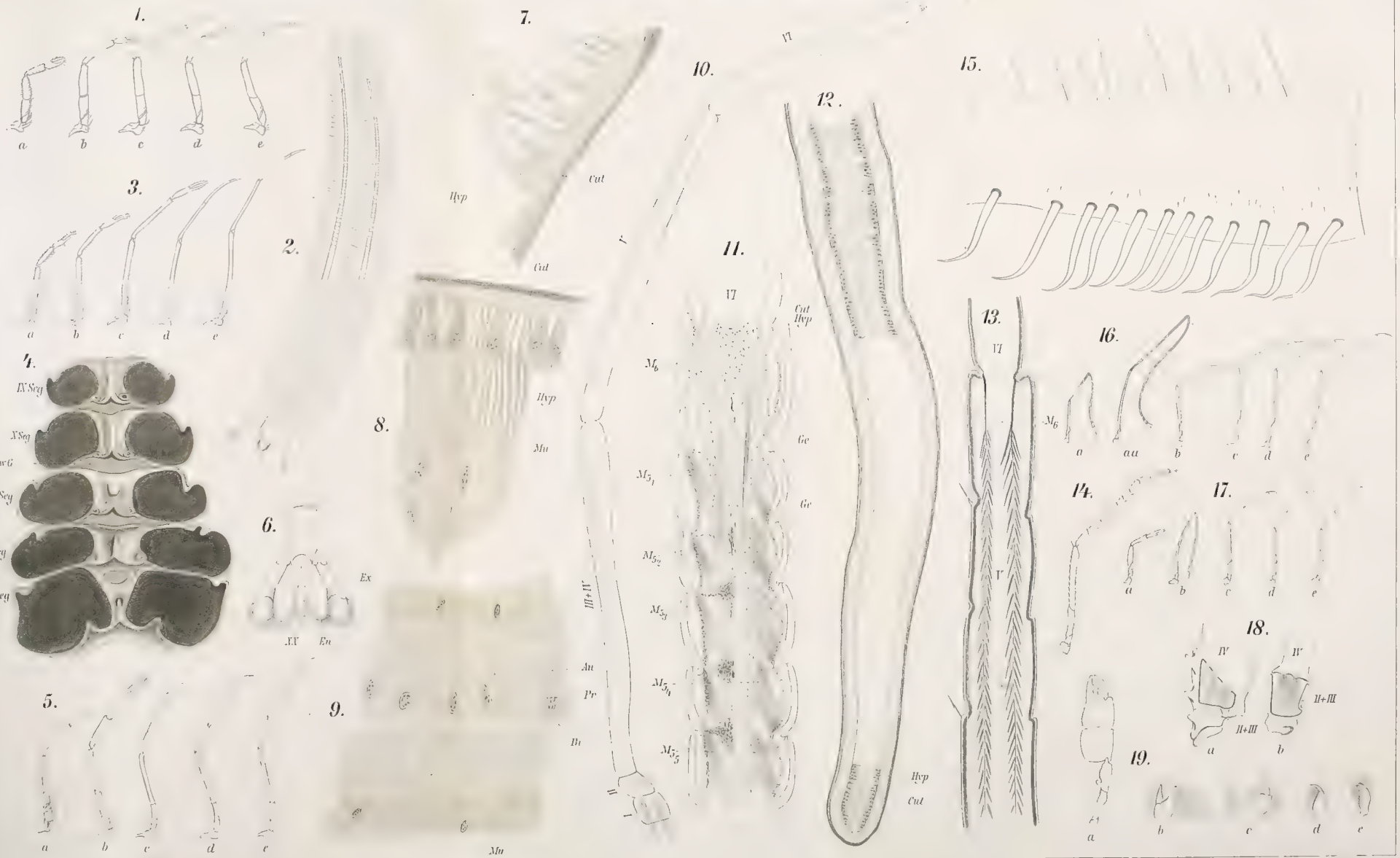
17.

18.



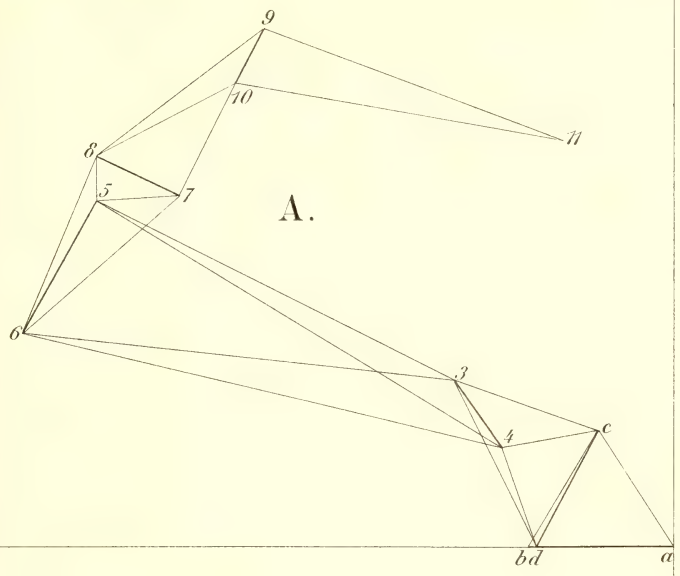
19.

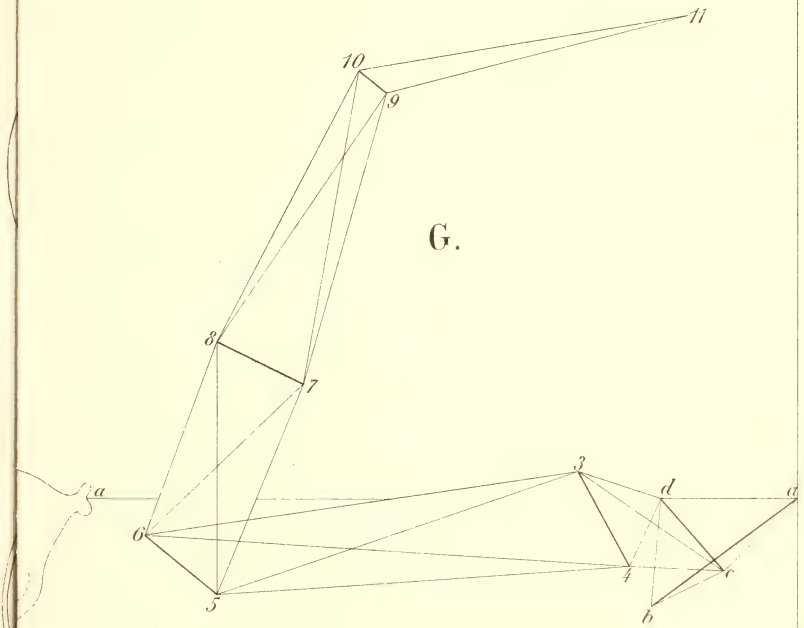




List del. Verlag v. R. Friedländer & Sohn, Berlin. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipz.

Z.

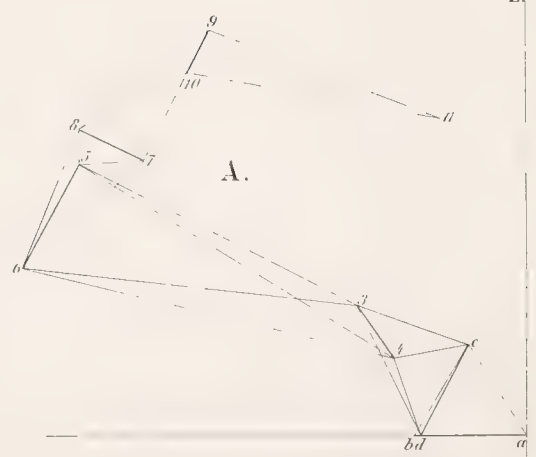




Y.

Eriphia spinifrons: Seitwärts Gang

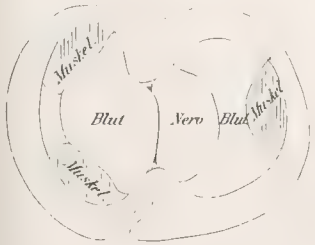
20.



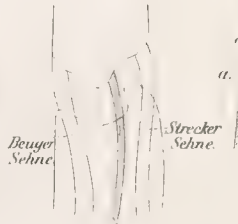
21.

22.

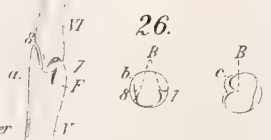
23.



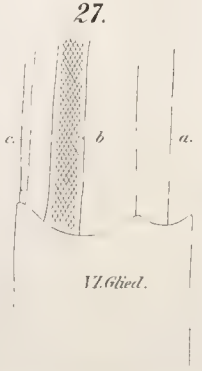
25.



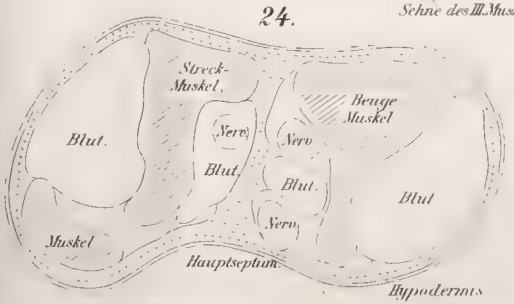
26.



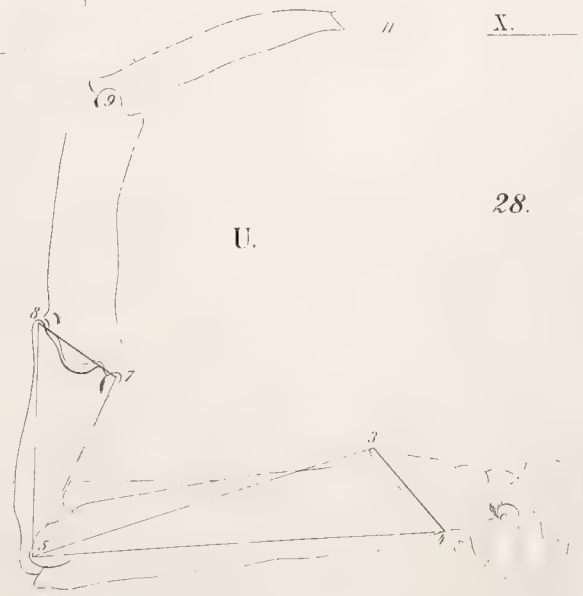
27.



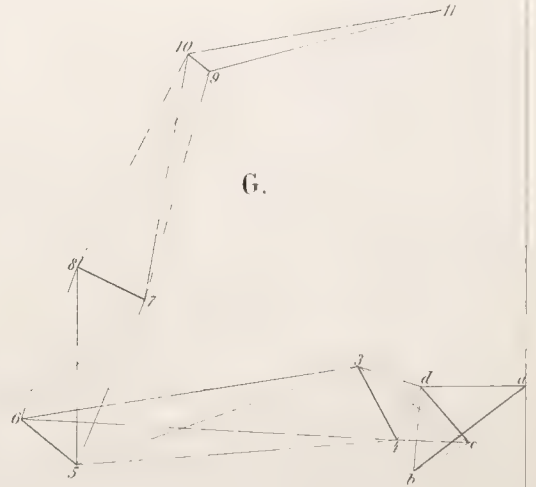
24.



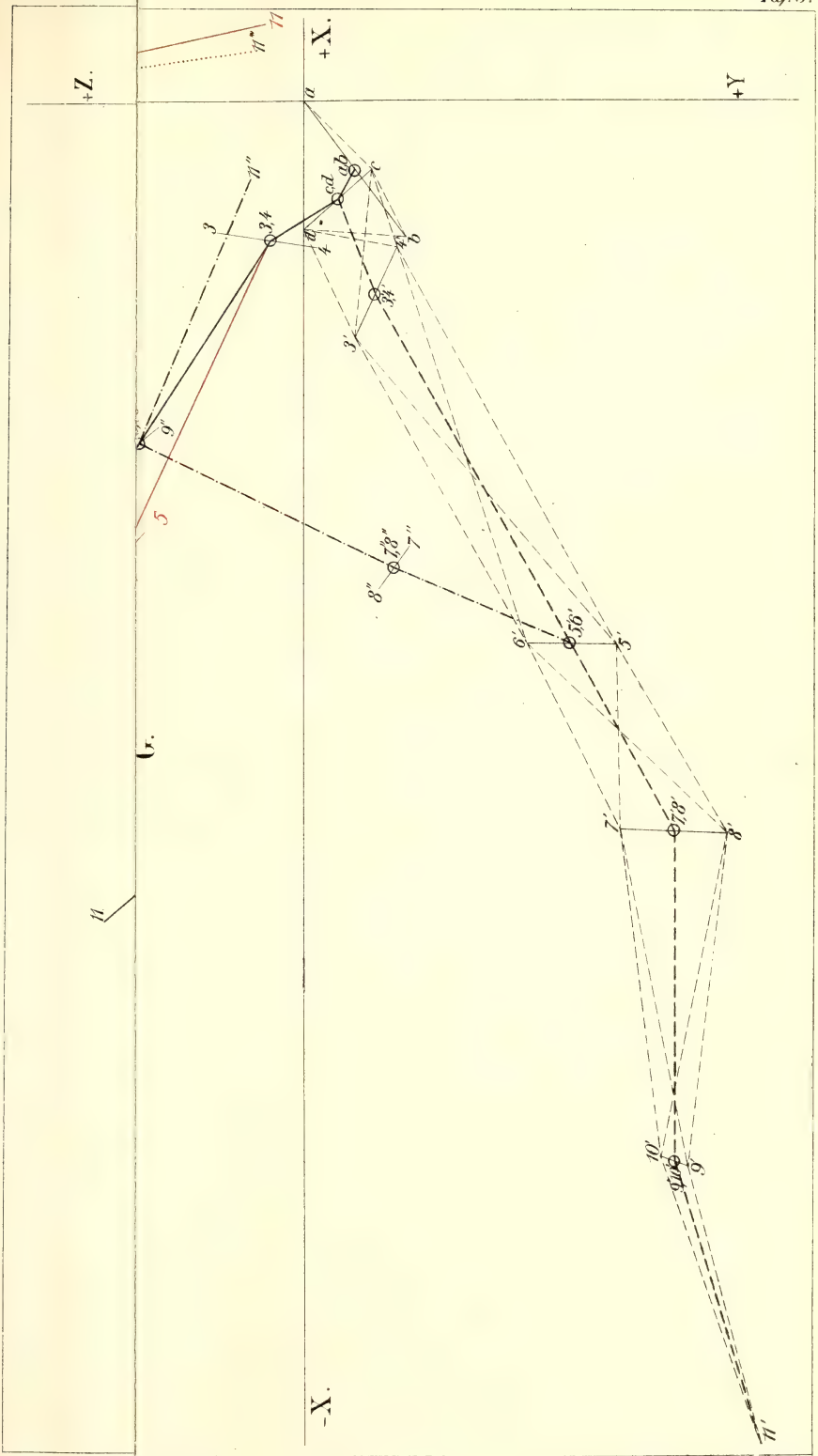
X.



28.

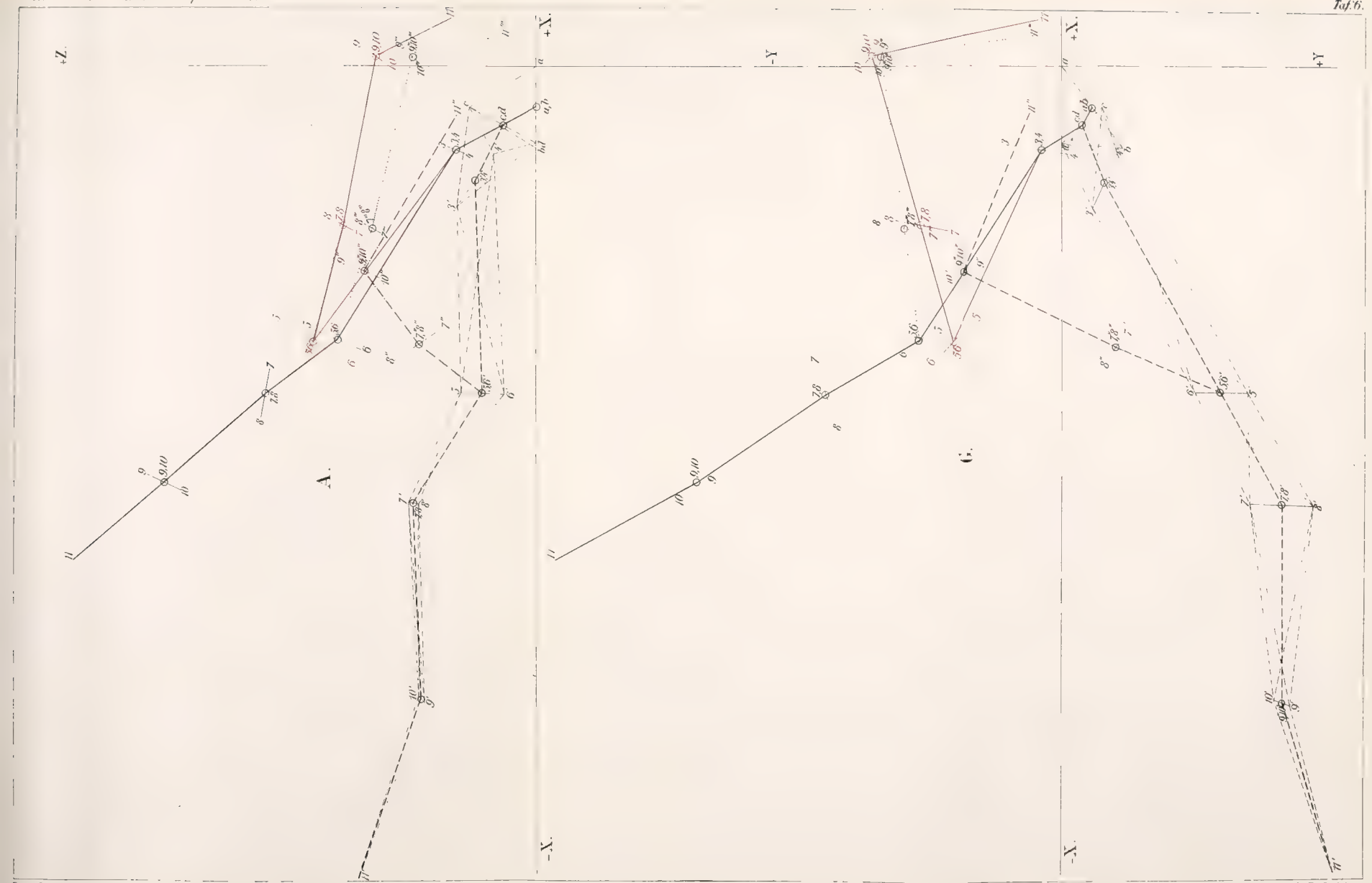


Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig
Verlag v. R. Friedländer & Sohn Berlin



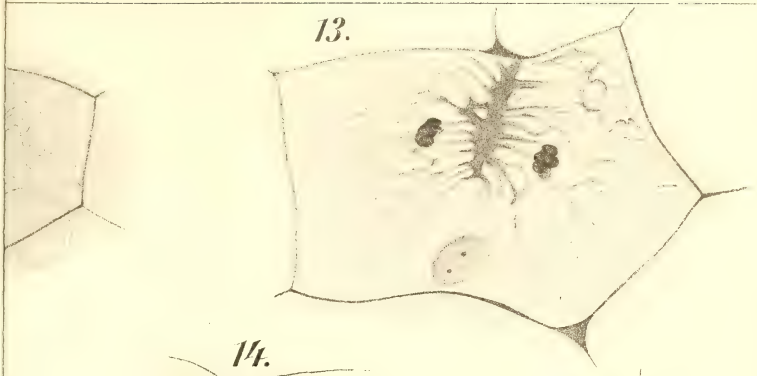
List del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



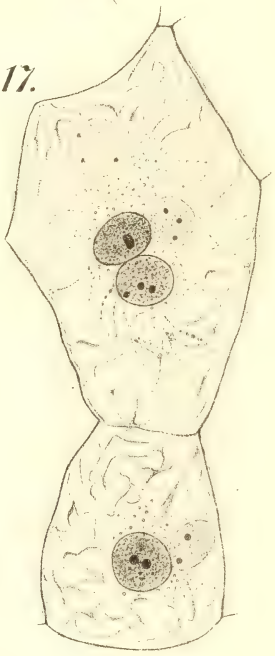
List. del.
Verlag v. R. Friedländer & Sohn, Berlin.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

13.

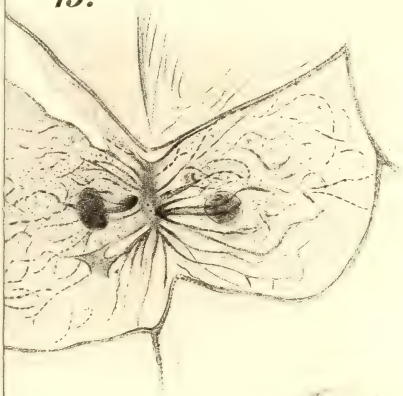


14.

17.

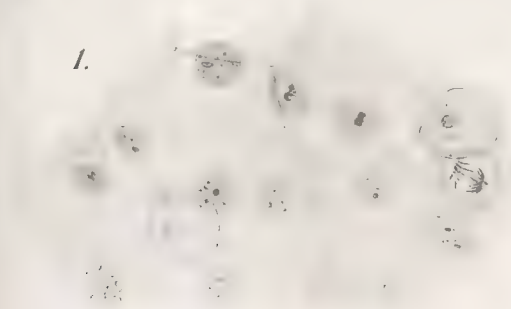


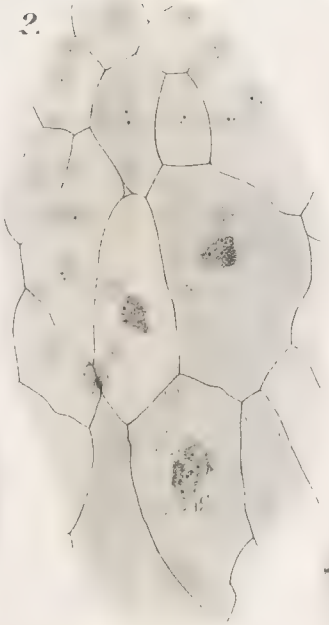
15.

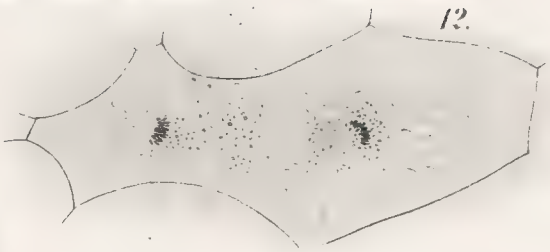


18.

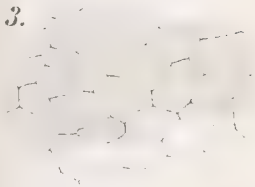
19.


1.


2.


12.

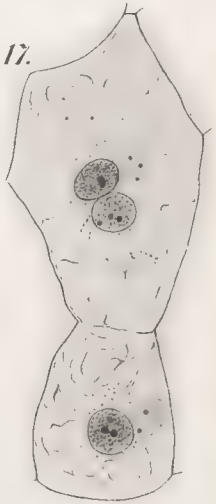
13.

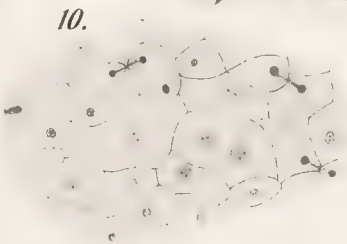

3.

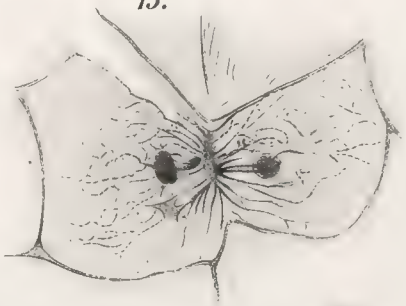
4.

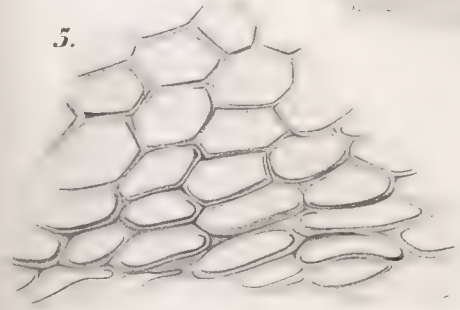
11.

14.


17.


10.

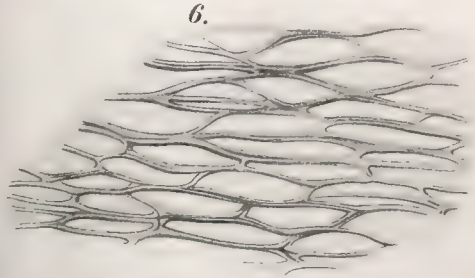

15.

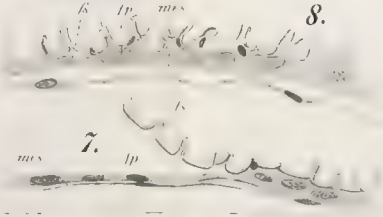

5.

9.

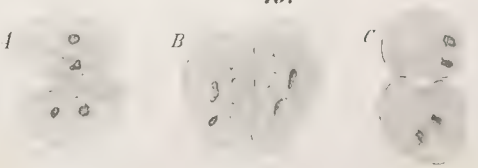
16.

18.


6.


8.

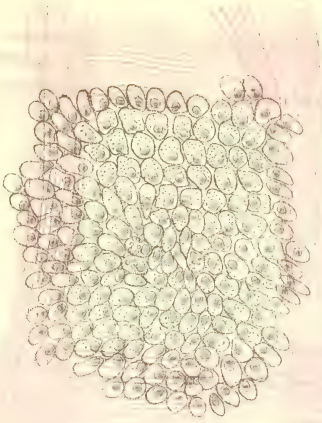
7.


19.

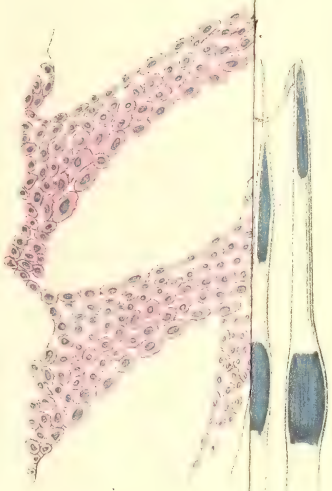
A B C

1.

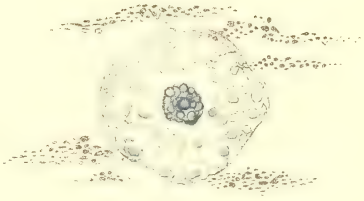
3.



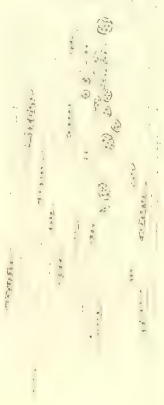
4.



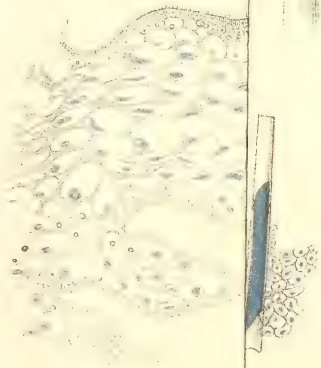
11.



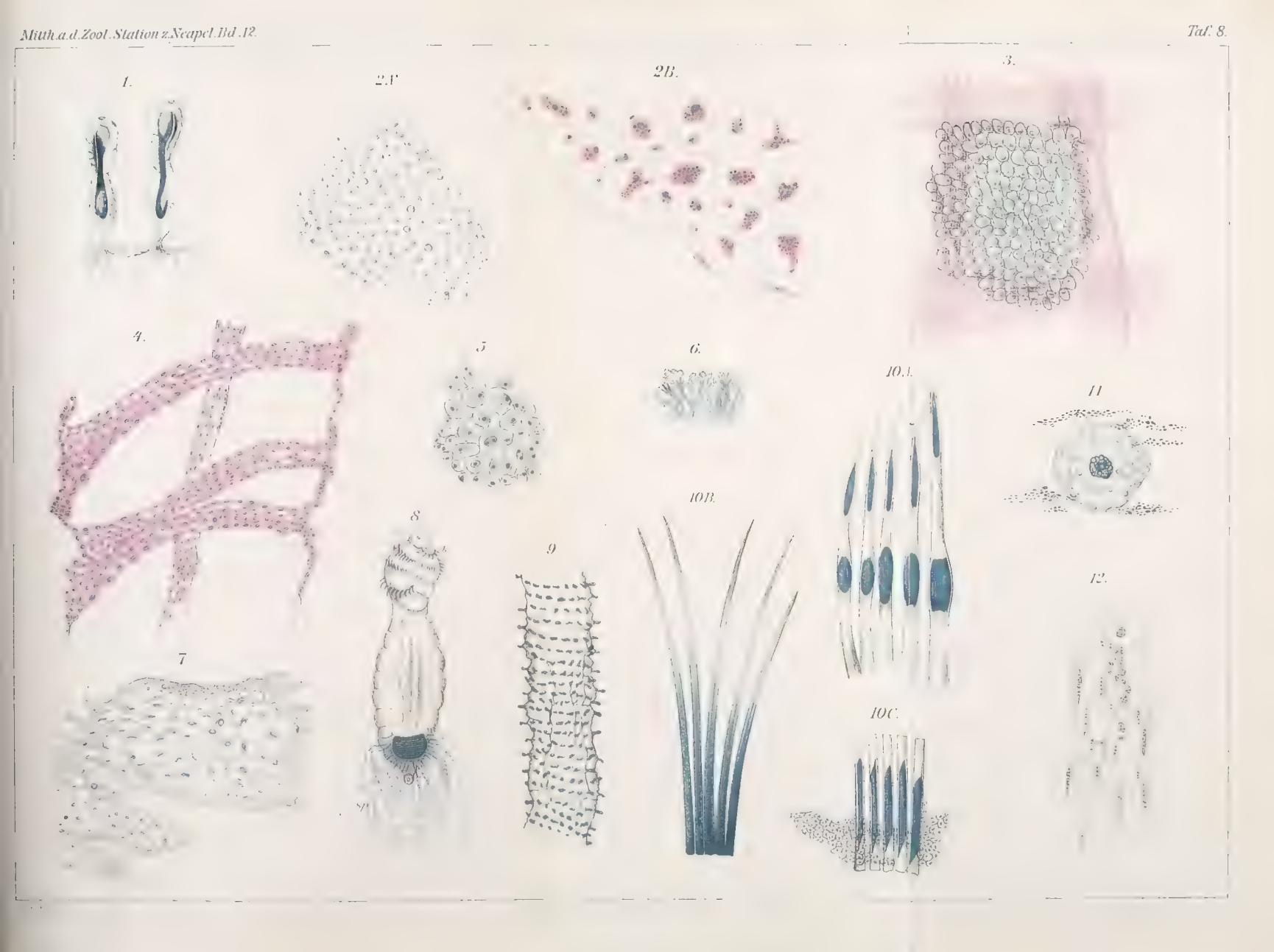
12.

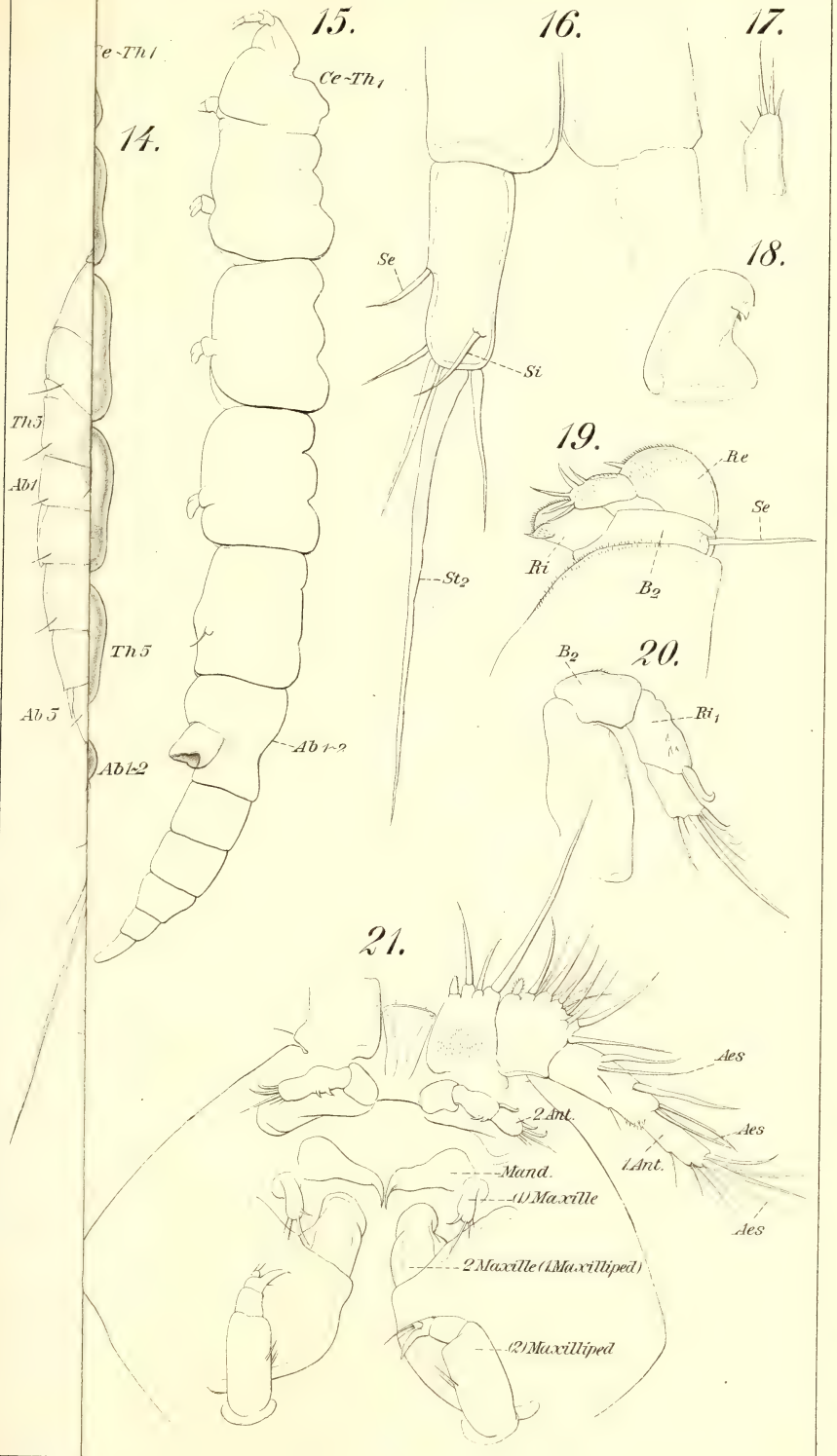


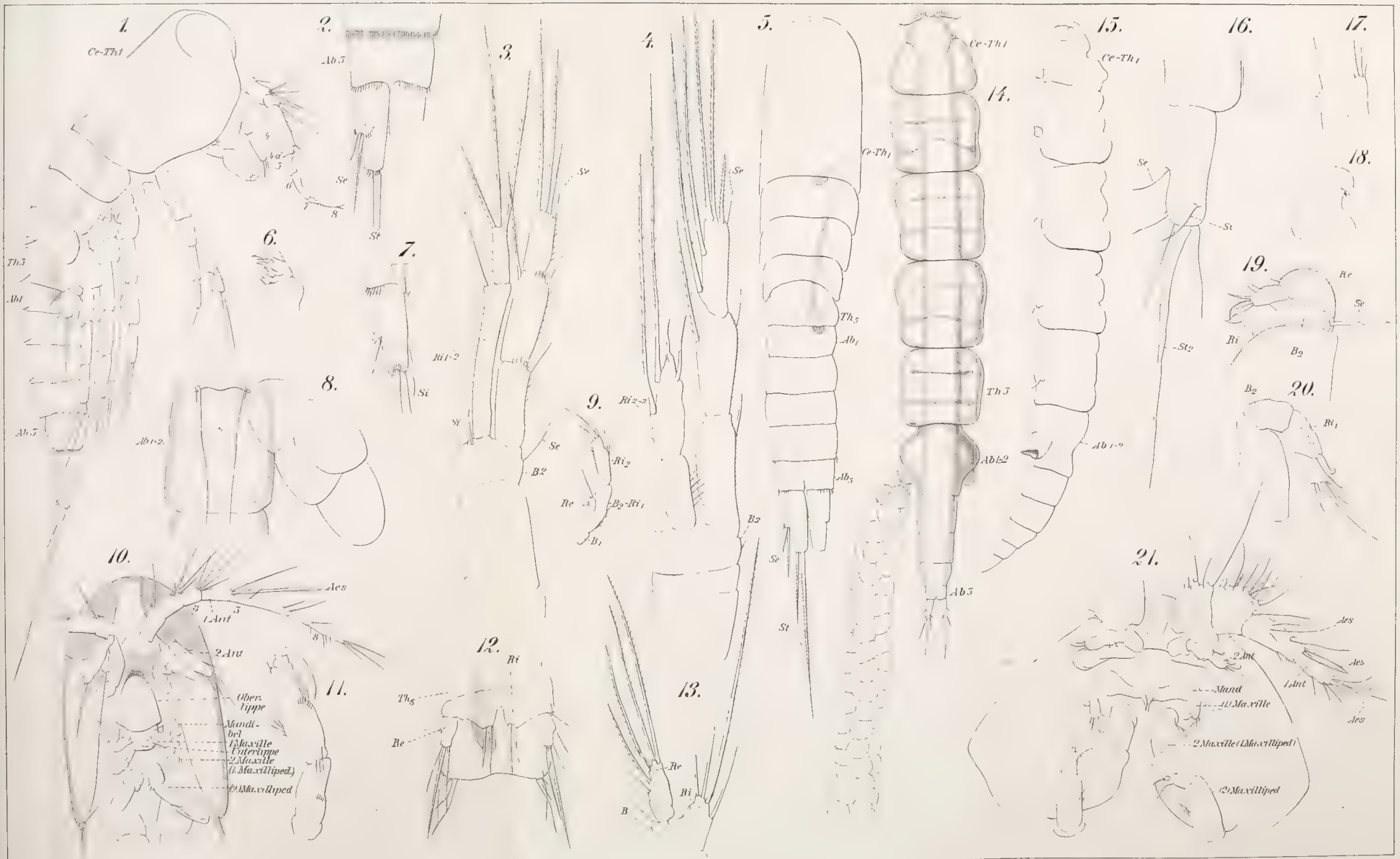
7.



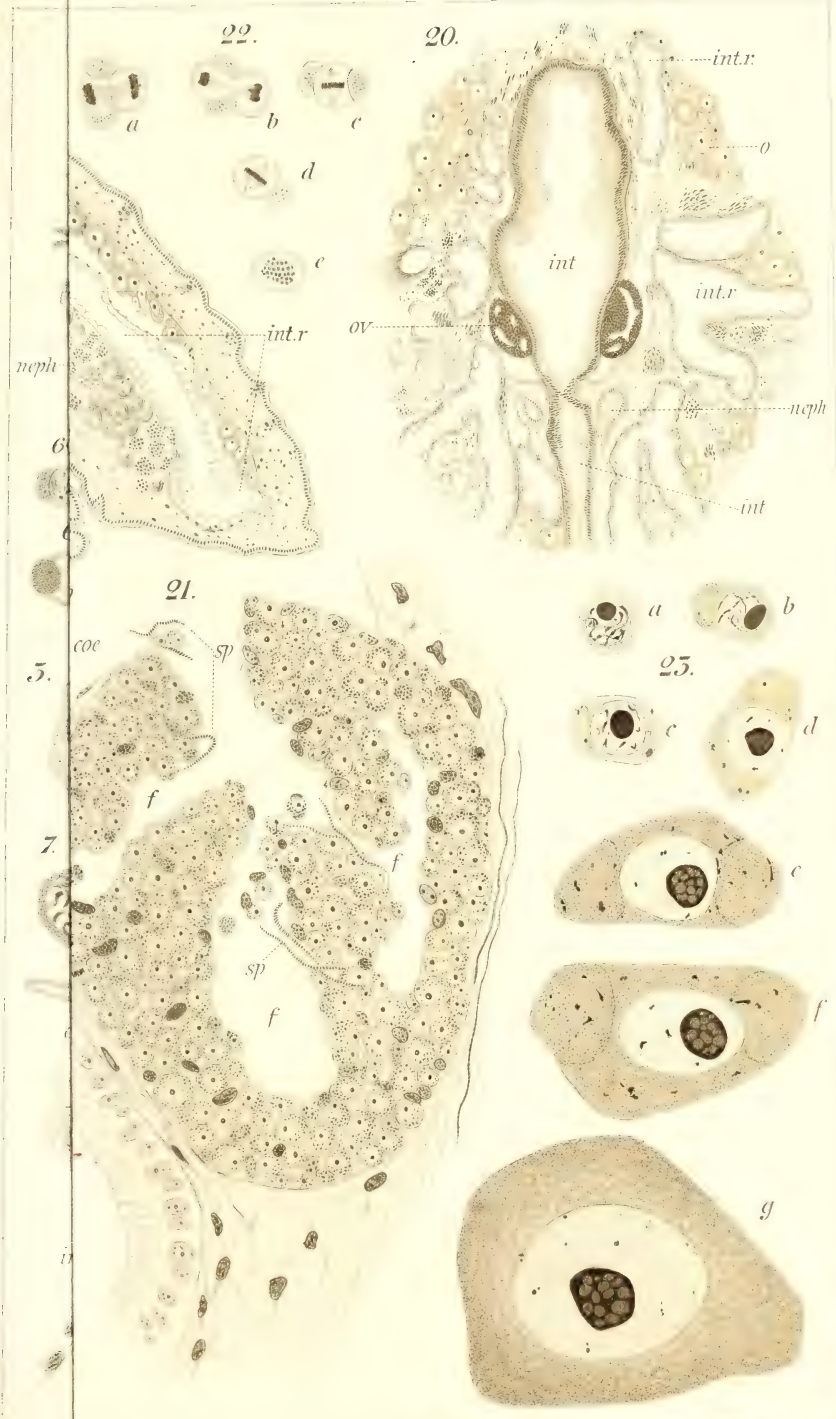
Schneider del.


1.
2A.
2B.
3.
4.
5.
6.
10A.
11.
10B.
8.
9.
12.
7.
10C.


14.
Ce-Th1
Th5
Ab1
Th5
Ab5
Ab1-2
15.
Ce-Th1
Ab1-2
16.
Se
Si
St2
17.
18.
19.
Re
Se
Ri
B2
20.
B2
Ri1
21.
Aes
2.Ant.
Aes
1.Ant.
Aes
Mand.
(1)Maxille
2.Maxille(1.Maxilliped)
(2)Maxilliped



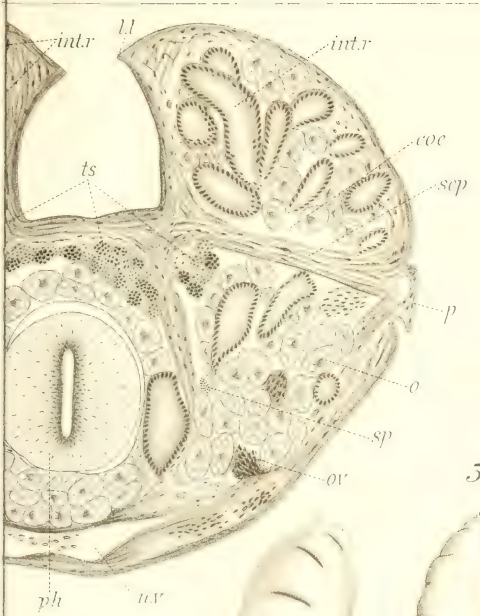
W. Giesbrecht del. Verlag v. R. Friedländer & Sohn, Berlin. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig


22.
a
b
c
d
e
int.r
neph
ov
20.
int.r
o
int
int.r
ov
neph
int
21.
coe
sp
f
f
sp
f
23.
a
b
c
d
c
f
g

W. M. Wheeler del.

Verlag v. R. Friedländer & Sohn, Berlin.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

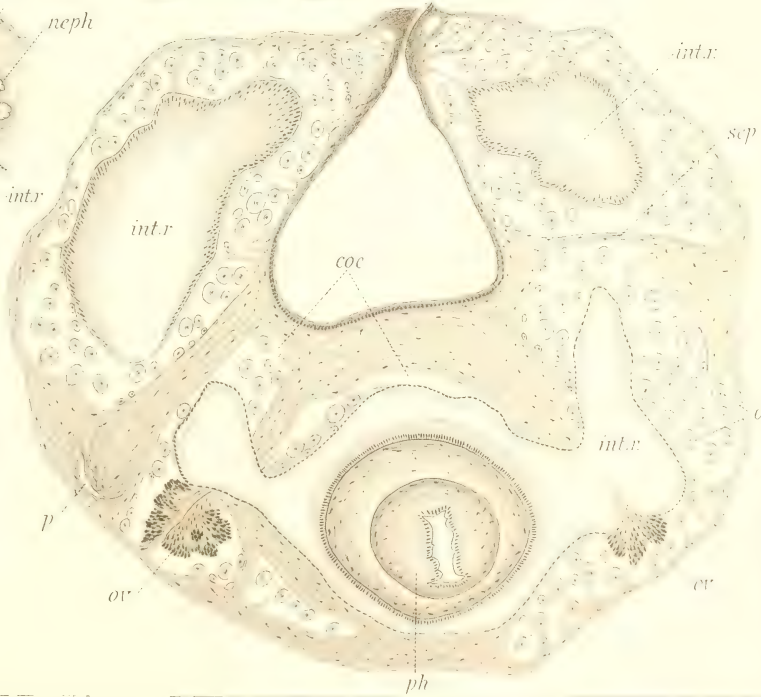


34.

36.

35.

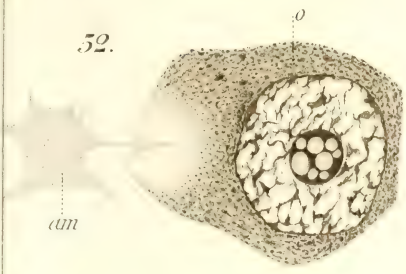
37.



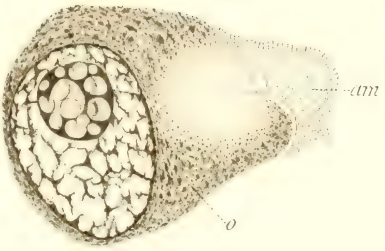
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

24.
ov
mt
mtr
ms
oesf
jpcp
mtr
mtr
vat
mtcp
o
om
27.
pcn
26.
25.
ves
coc
ov
nv
int
sp
ms
30.
sm
spgp
mtr
ngl
y
spc
mn
ms
str
et
st
ts
ci
p
spg
ts
mn
ms
coc
o
y
y
r
pcn
mtr
pst
mtr
ts
29.
28.
sp
mtr
ll
ts
ov
ph
nv
31.
32.
33.
34.
ant
coc
sp
p
o
sp
ov
ov
36.
nv
o
neph
ov
neph
int
coc
mtr
37.
ant
sp
mtr
coc
mtr
o
p
ov
ov
ph

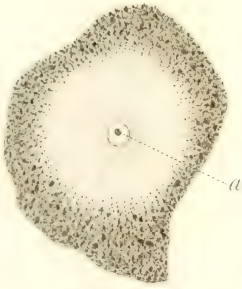
32.



33.

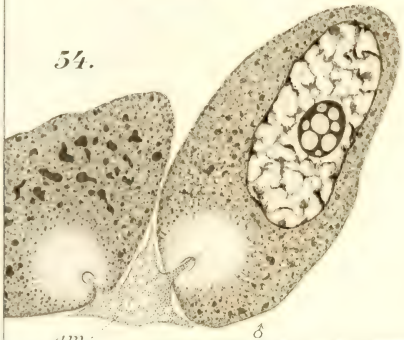


35.

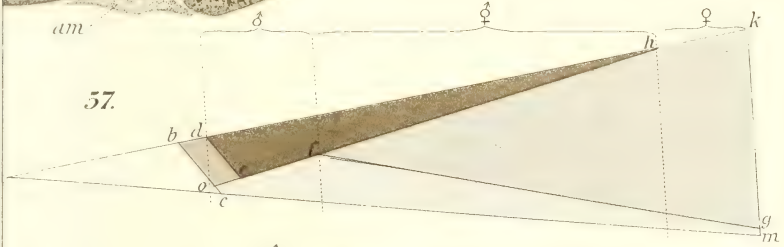


36.

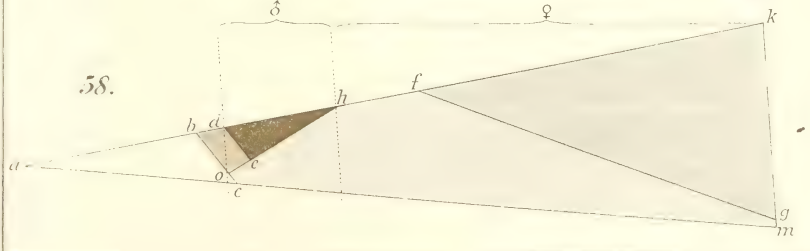
34.



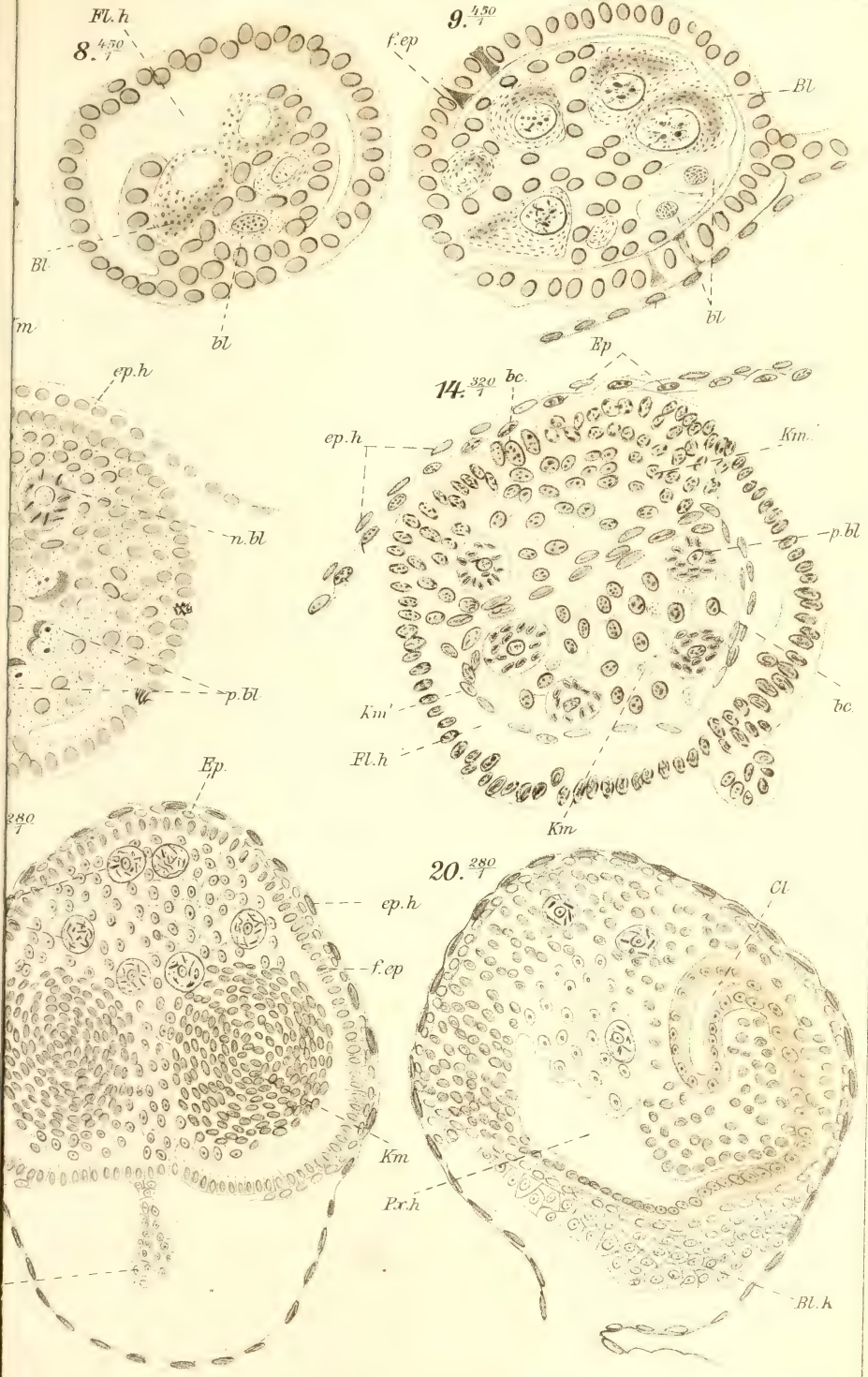
37.

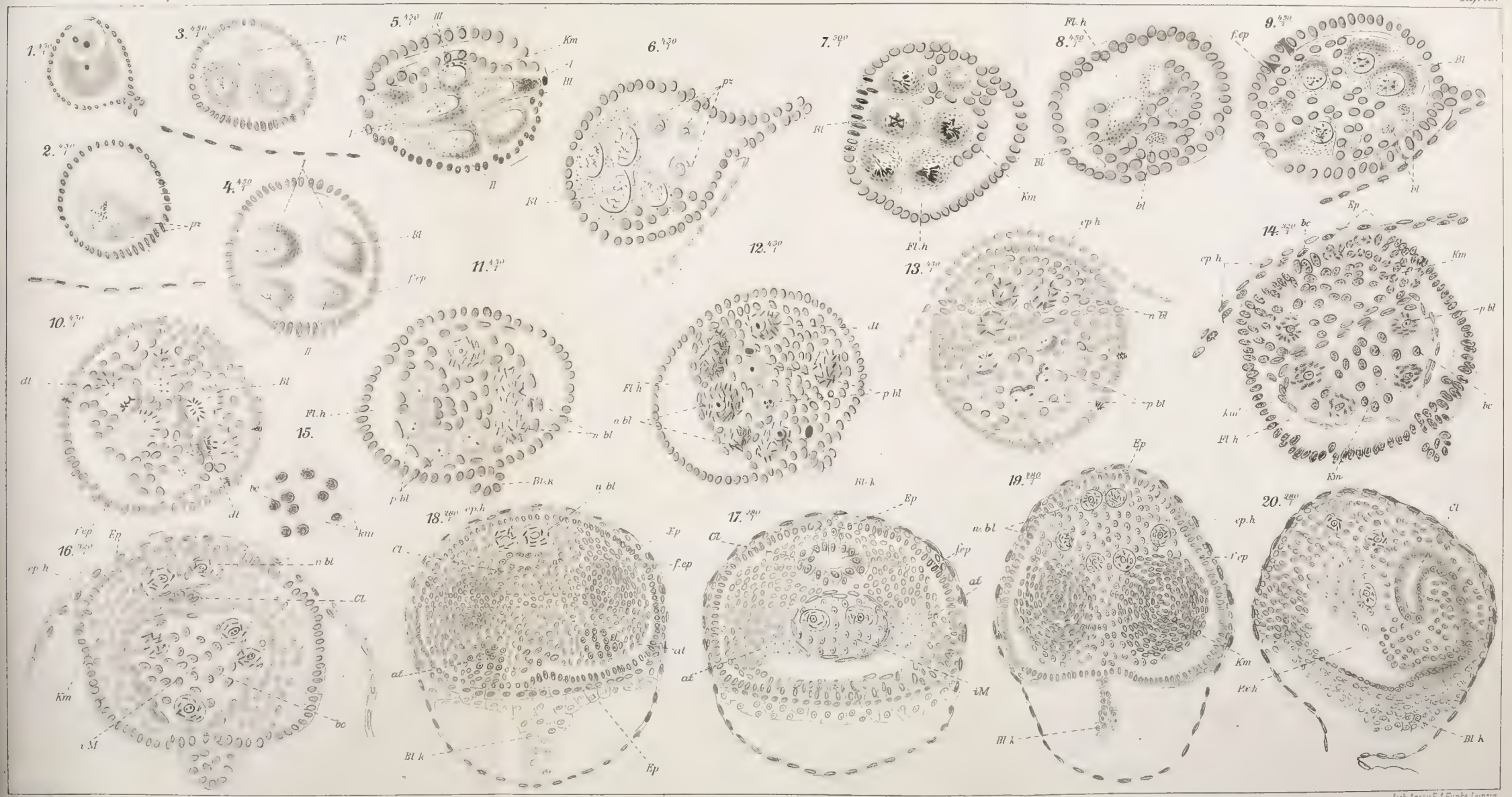


38.



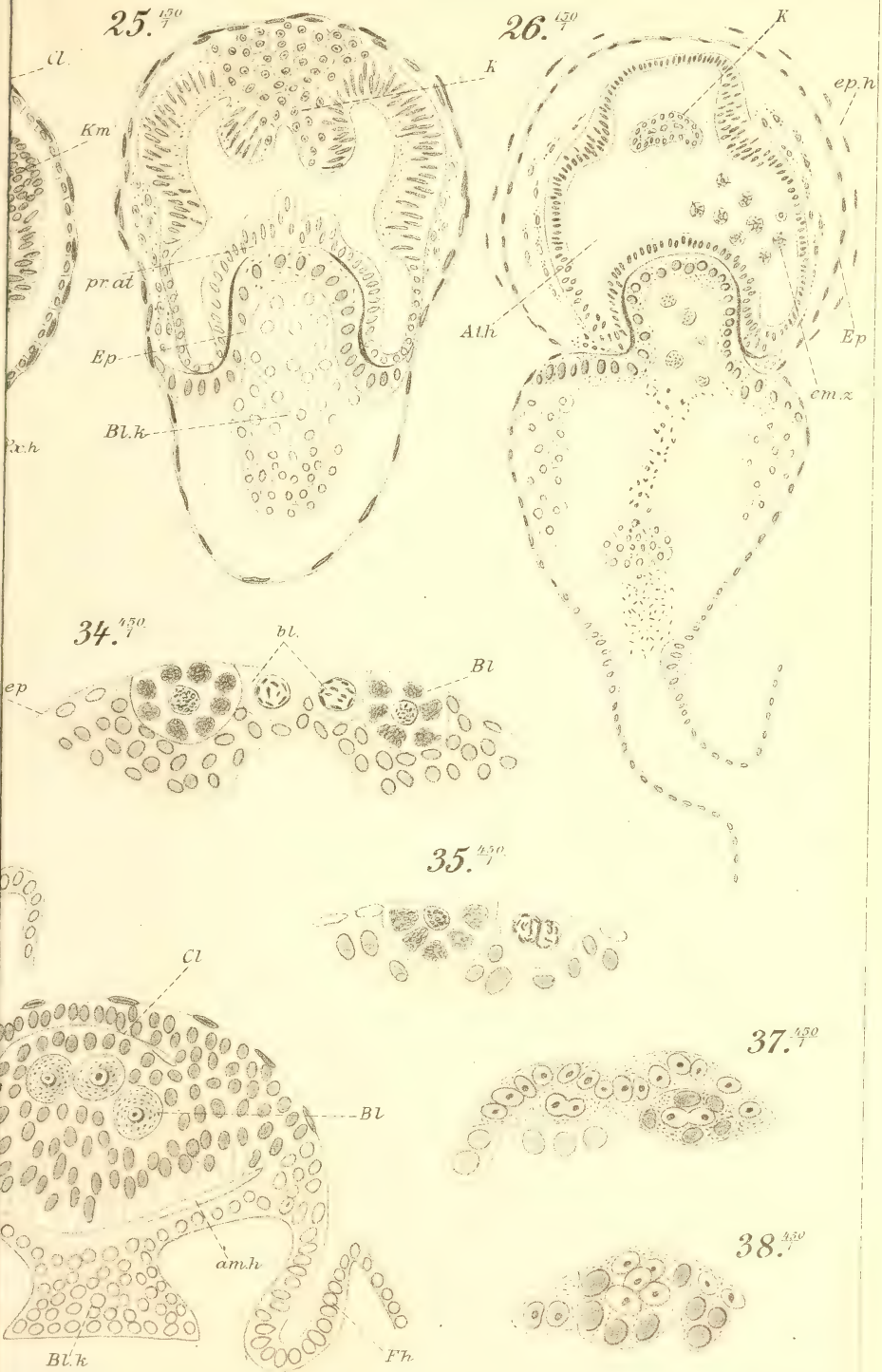
Verlag v. R. Friedländer & Sohn, Berlin


Fl.h
8. 450/7
Bl
m
bl
9. 450/7
f.ep
Bl
bl
Ep
ep.h
n.bl
p.bl
14. 320/7
bc.
ep.h
Km
p.bl
Km
bc.
Fl.h
Km
Ep.
280/7
ep.h
f.ep
Km
Pr.h
20. 280/7
Cl
Bl.k

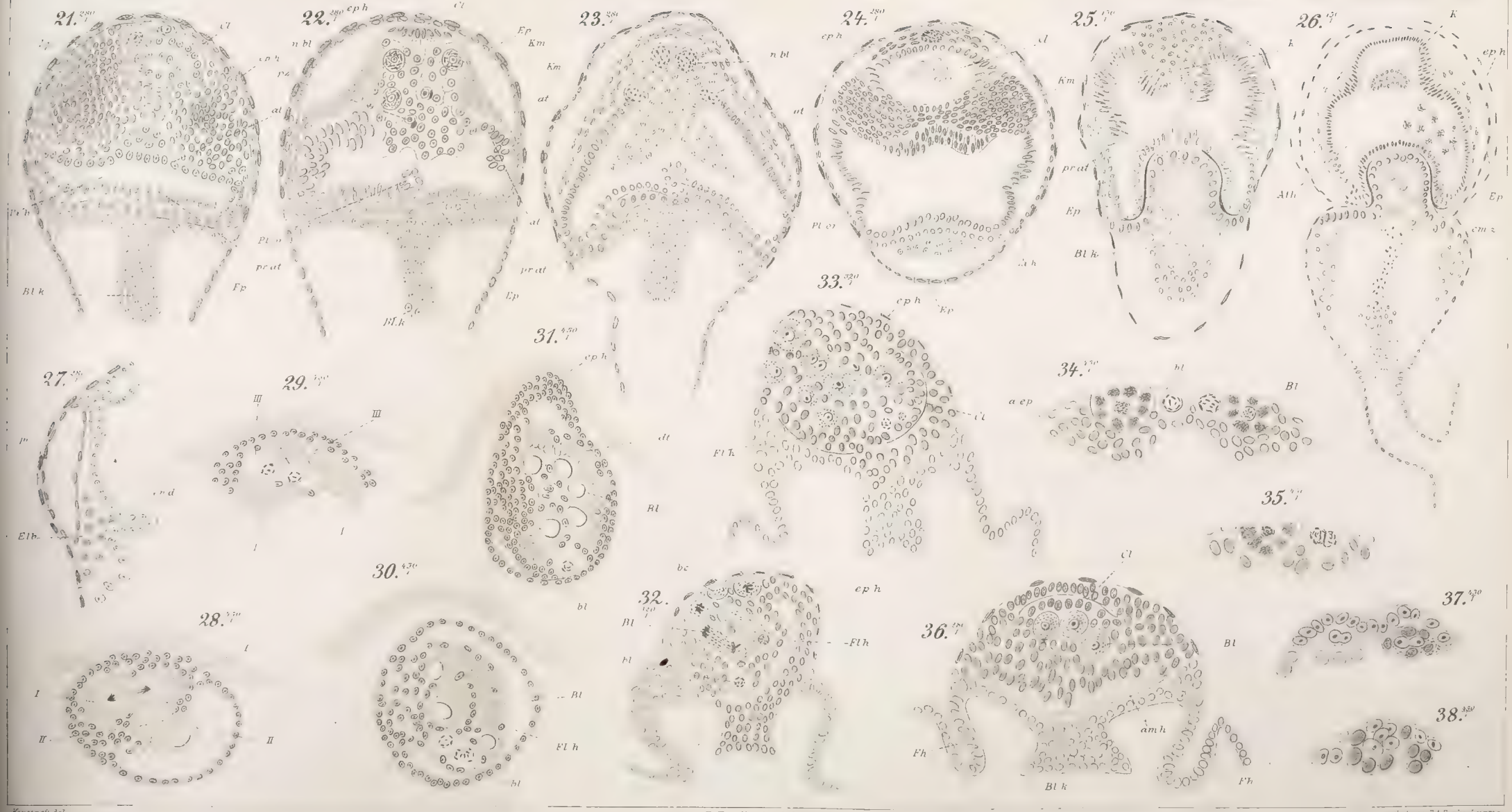


Verlag v. R. Friedländer & Sohn Berlin

Lith Anst v E A Funke Leipzig



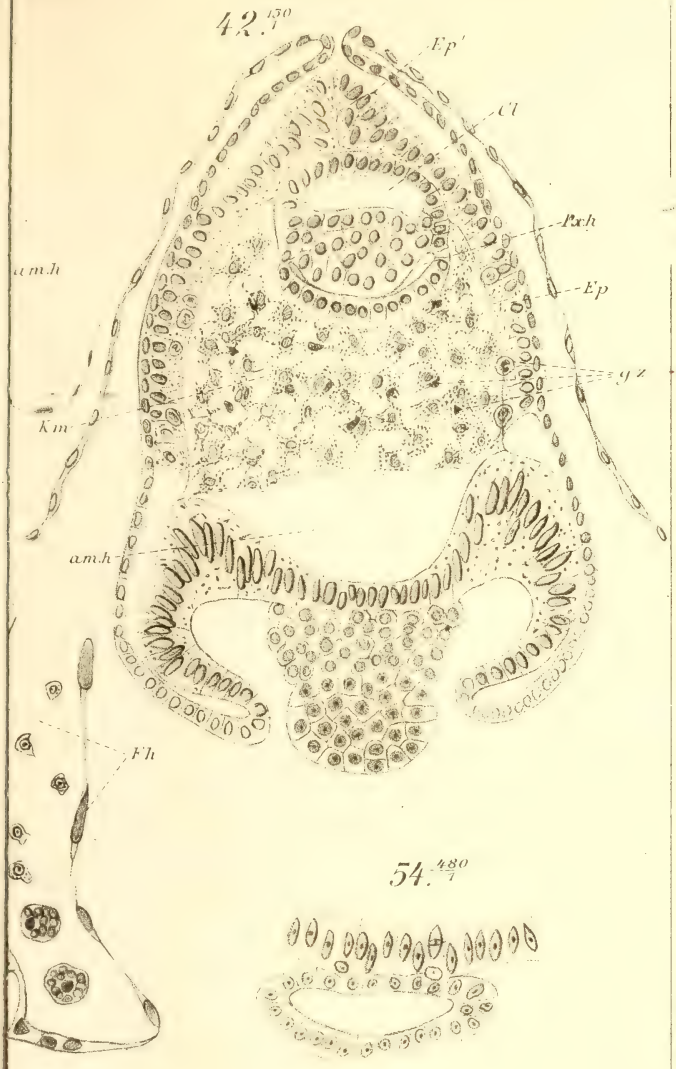
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



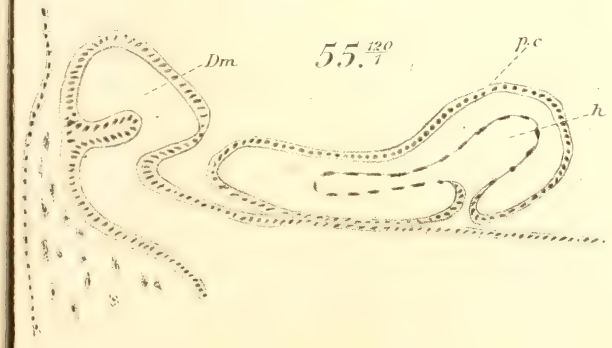
Korotneff del.

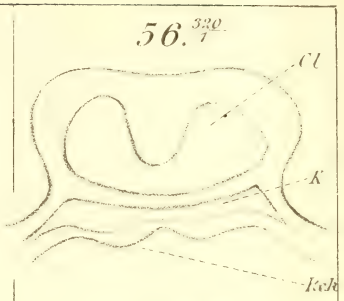
v. R. Friedländer & S.

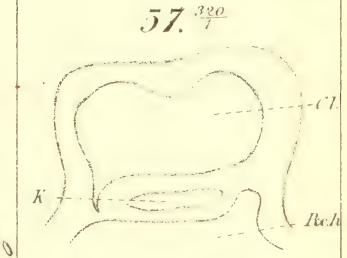
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

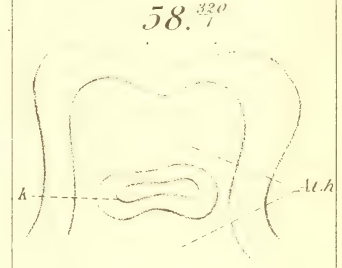

42. 150/1
Ep'
Cl
Pch
Ep
a.m.h
q z
Km
a.m.h
Fh

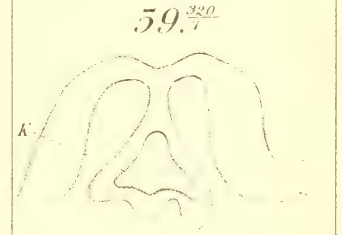
54. 480/1

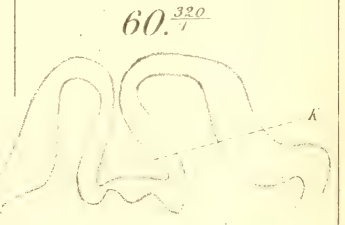

Dm
55. 120/1
p.c
h

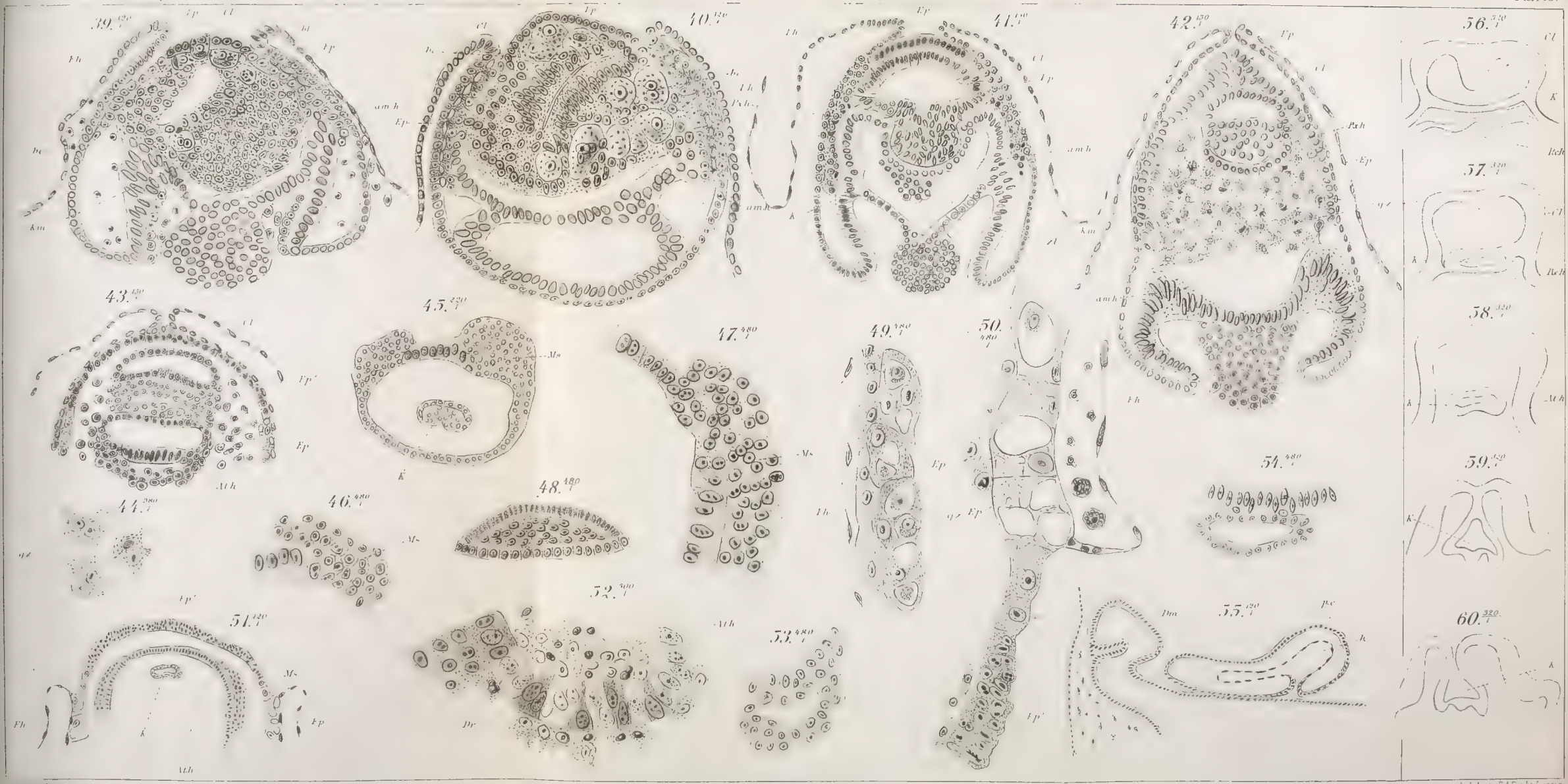

56. 320/1
Cl
K
Ech


57. 320/1
Cl
K
Ech

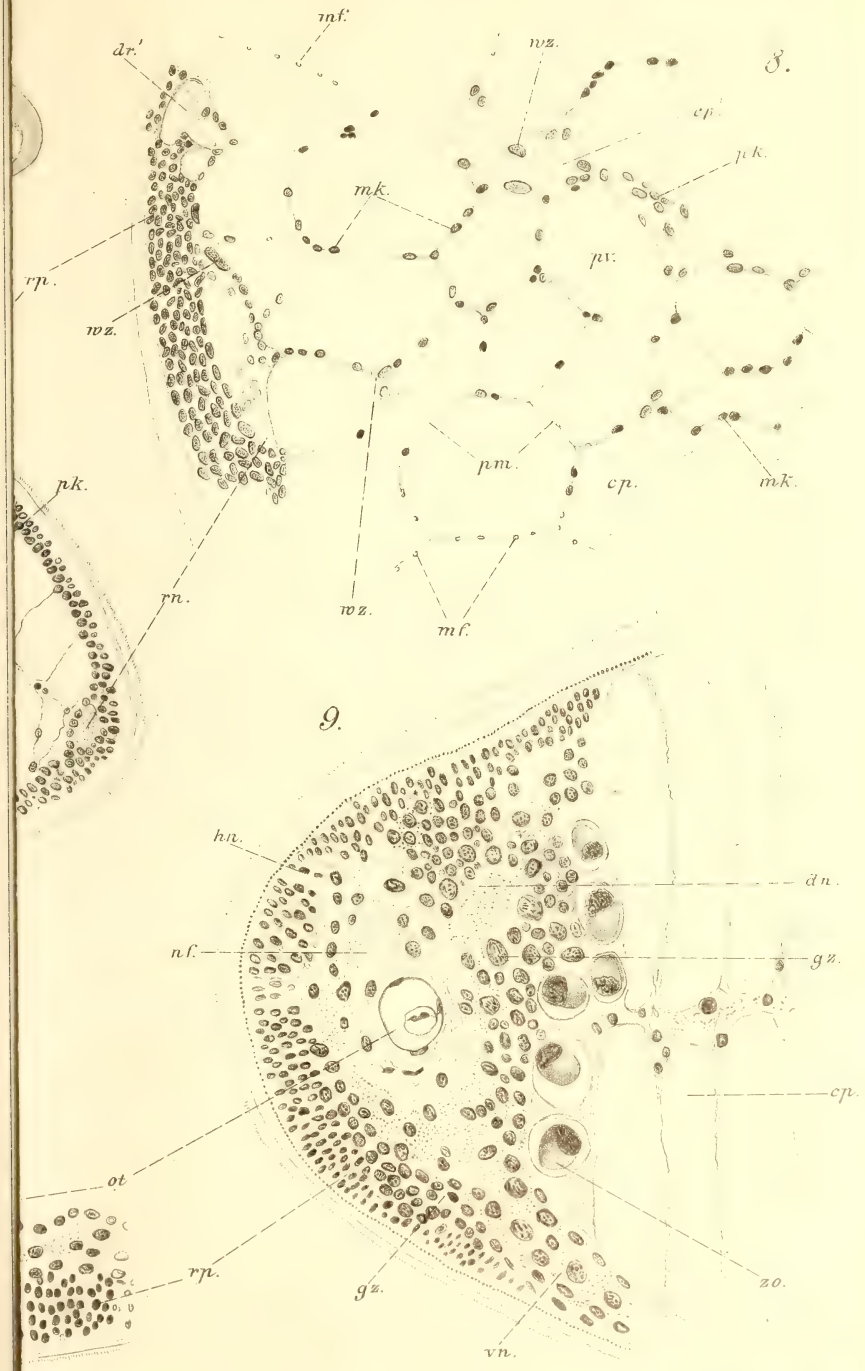

58. 320/1
K
Ect.h


59. 320/1
K

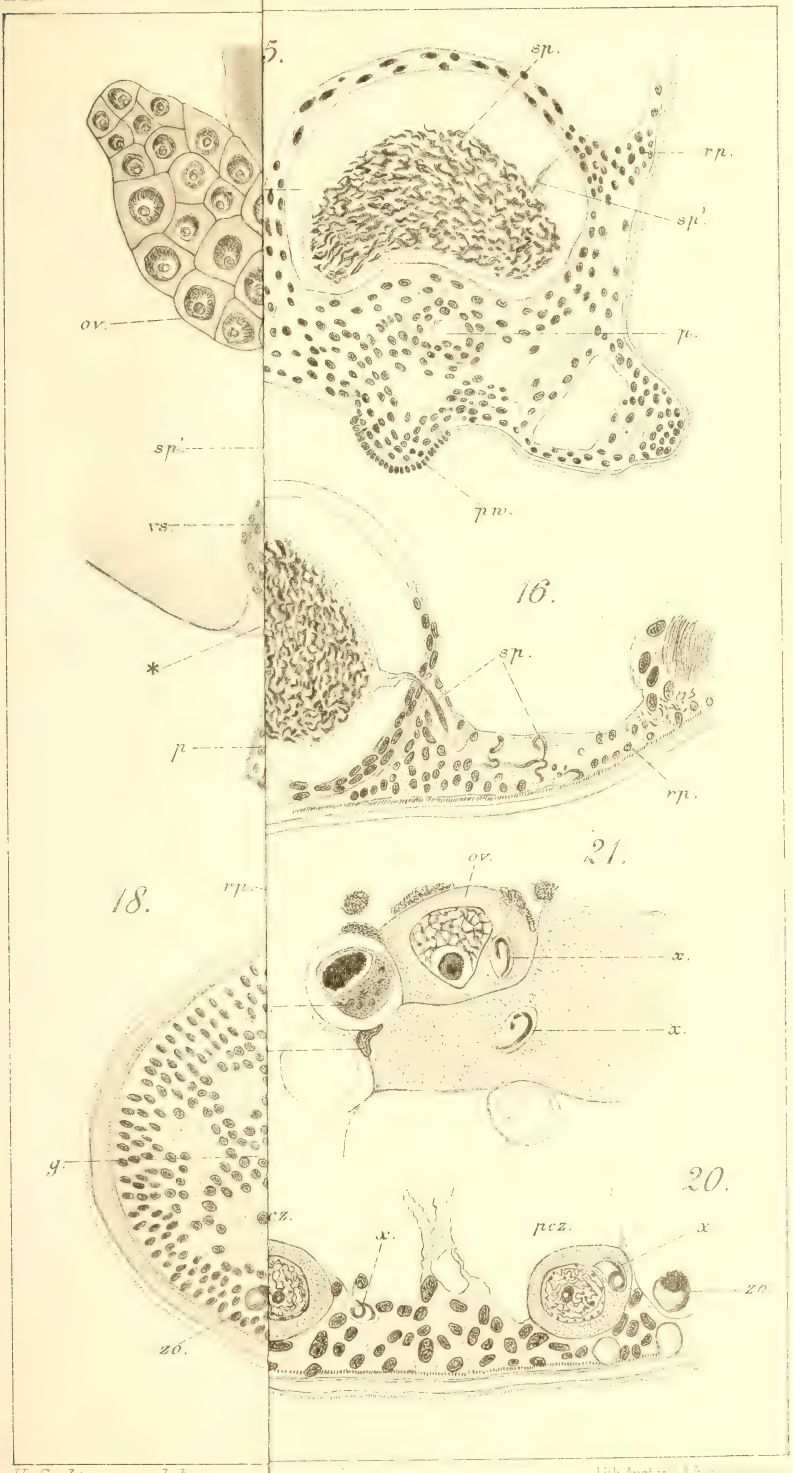

60. 320/1
K



Verlag v. R. Friedländer & Sohn Berlin.
Lith Anst v E A Funke Leipzig


8.
inf.
dr.
wz.
cp.
pk.
mk.
rp.
pv.
wz.
pm.
cp.
mk.
pk.
rn.
wz.
mf.
9.
hn.
dn.
nf.
gz.
cp.
ot
rp.
gz.
zo.
vn.

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
pv.
pm.
dvm.
cp.
rn
rp
ov
dr
dr'
wz.
mk
pk
pm
cp
mf
hn
dn
gz
nf
ot
zo.
nv
o.
pv
dvm
lm
rm
nf.
ot.
gz.
zo.
hn.
rp.



H. Sabussow del.

Lith. Anst. v. J. B.

H. Sabussow del.

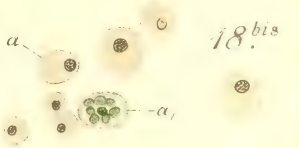
Verlag v. R. Friedländer & Sohn, Berlin.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

13.

16.

18.bis

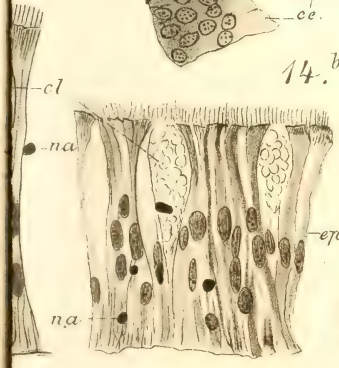


15.

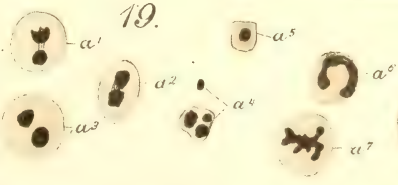
18.

17.

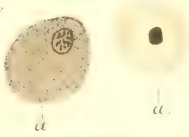
14.bis



19.



20.

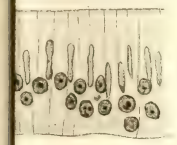


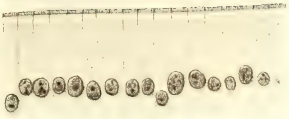
1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
7.bis
8.
8.bis
9.
10.
11.
12.
13.
14.
14.bis
15.
16.
17.
18.
18.bis
19.
20.
Abor.
forn
Ms
Nc
Cp
P
E
F
Stc
S
Imc
V
It
M
A
Im
Ir
Ic
Nr
cs
ss
n
na
a
ne
ca
cr
ep
cl
gv
bg
M
c
mc
le
ce

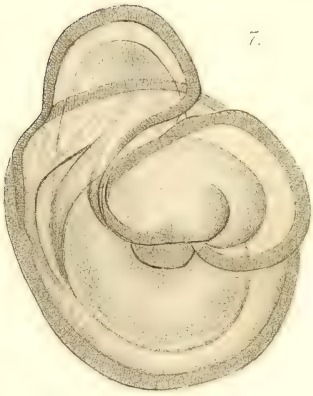
5.

6.

7.



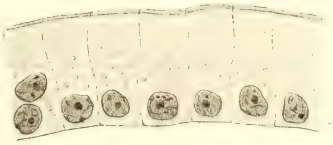




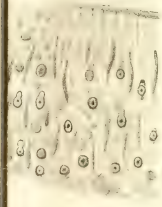
13.

b

14.



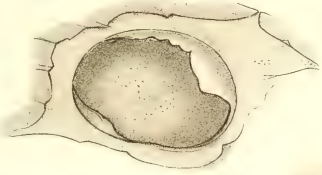
22.



15.

24.

26.



29.

d

27.

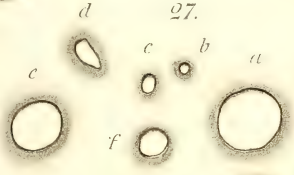
28.

c

c

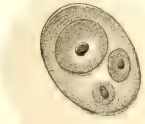
b

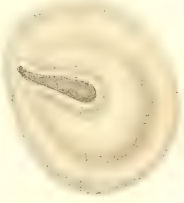
a



f

g

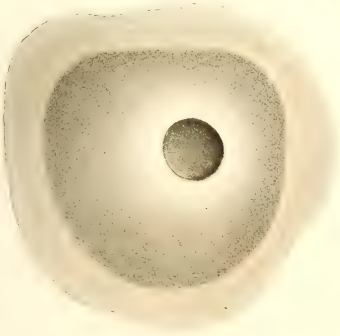


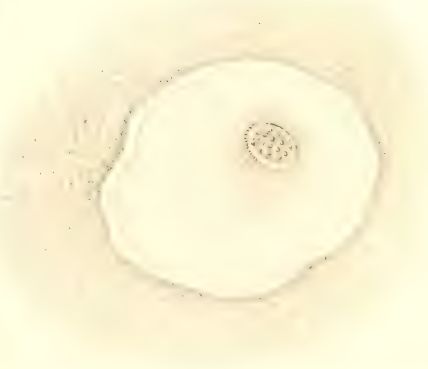


33.

34.

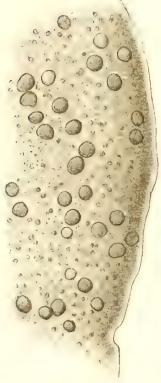
h





1
2
3
4
a
b
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
I
II
III
IV
V
VI

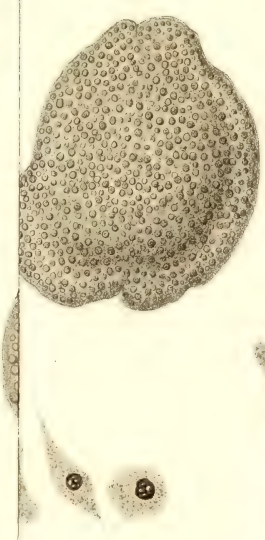
16.



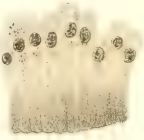
17.

5.

5.

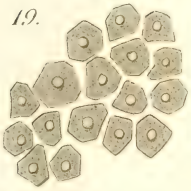


18.



15.

19.

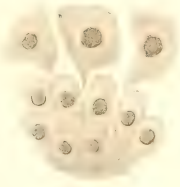


25.

29.

27.

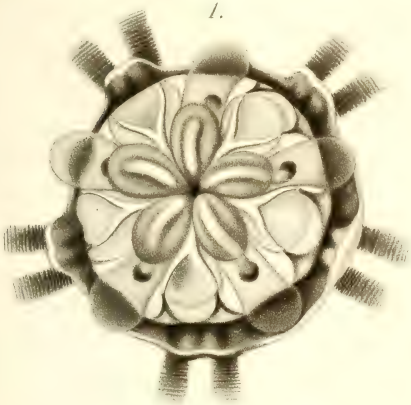
30.



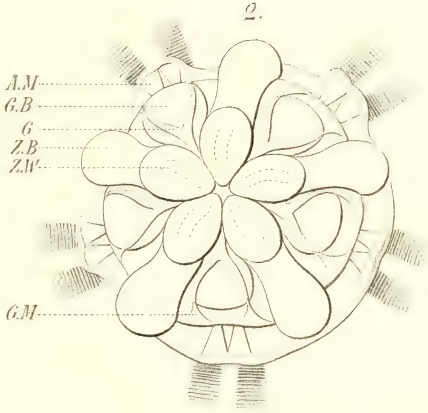
10.

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11
12
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26
27
28.
29.
30

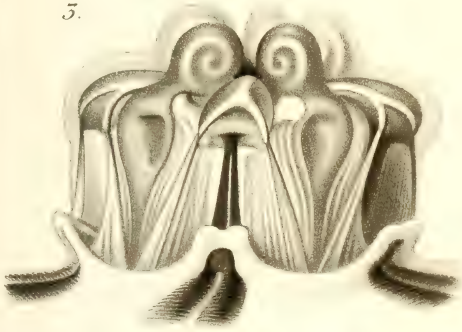
1.



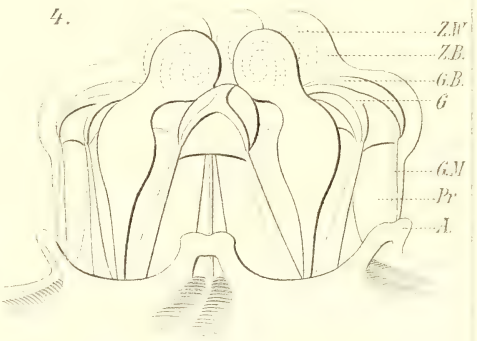
2.



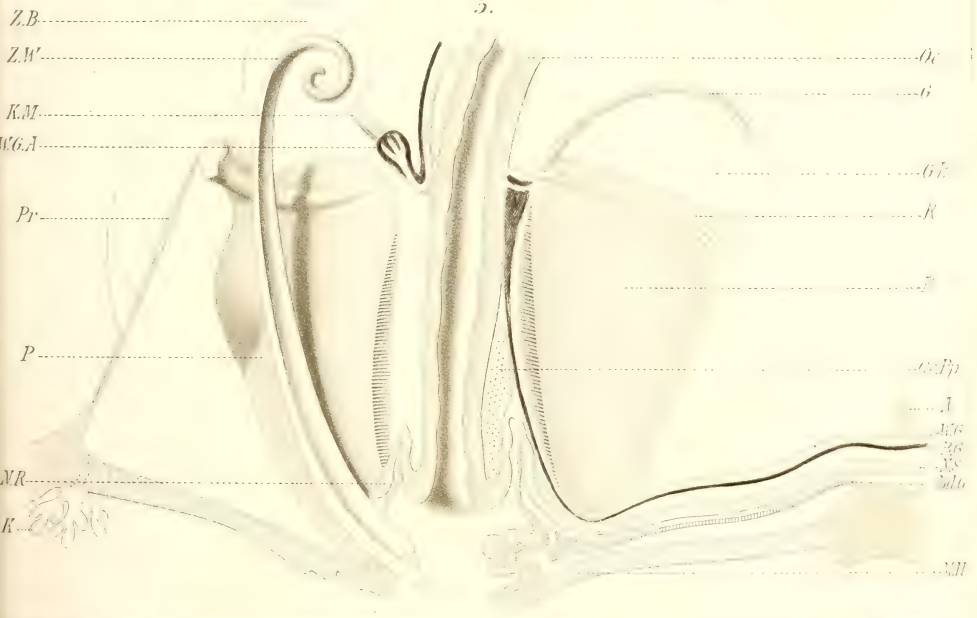
3.

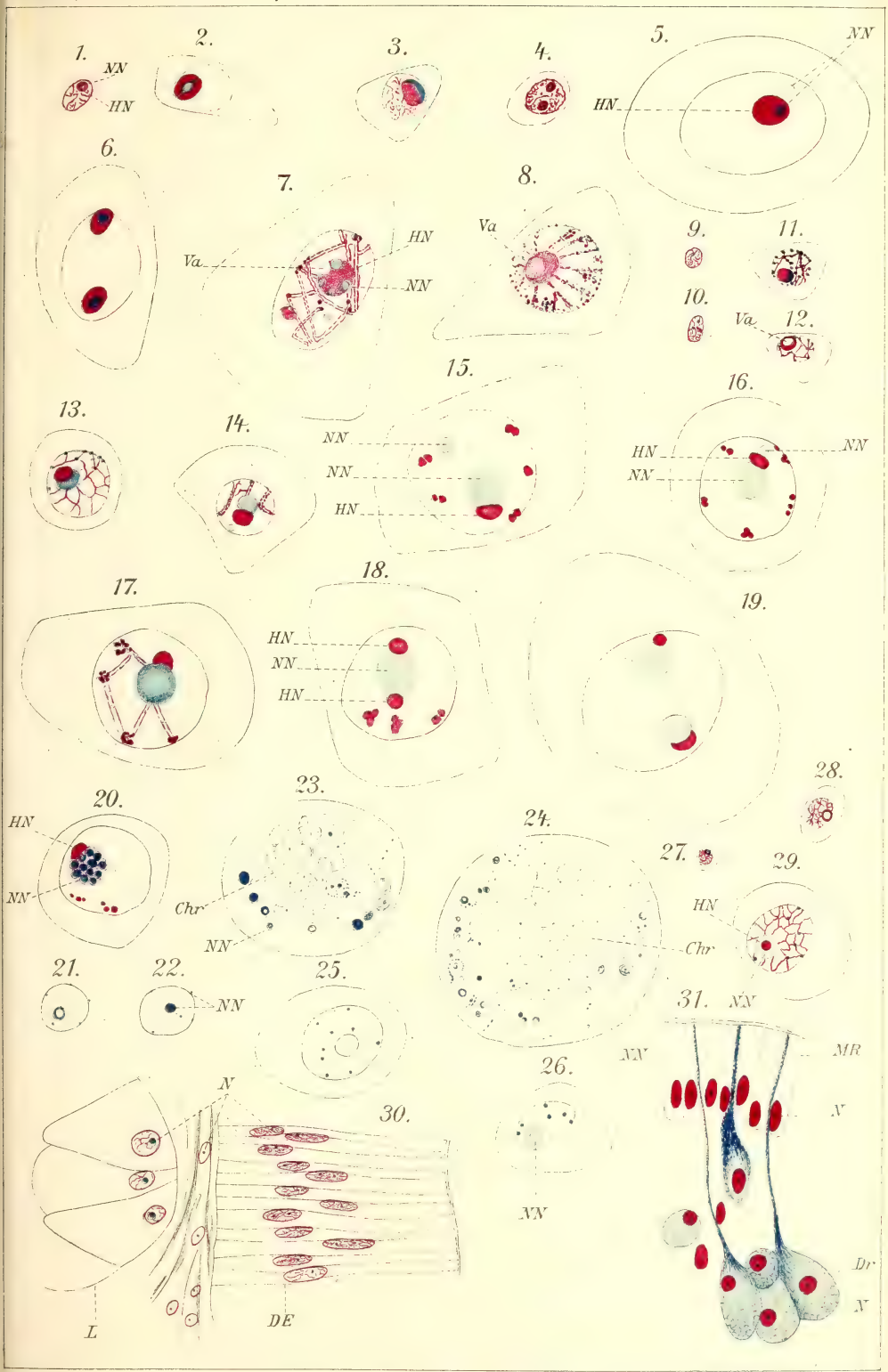


4.

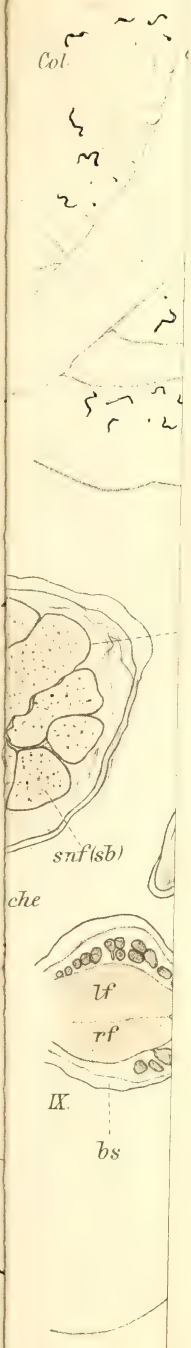


5.



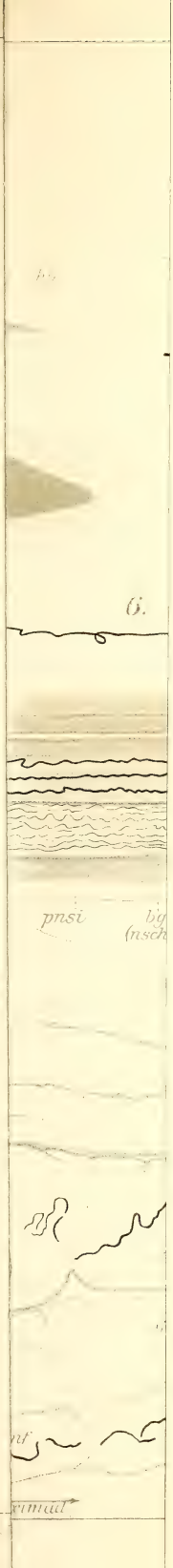

1.
NN
HN
2.
3.
4.
5.
NN
HN
6.
7.
Va
HN
NN
8.
Va
9.
10.
11.
Va.
12.
13.
14.
15.
NN
NN
HN
16.
HN
NN
NN
17.
18.
HN
NN
HN
19.
20.
HN
NN
23.
Chr
NN
24.
27.
28.
29.
HN
Chr
21.
22.
NN
25.
26.
NN
31.
NN
NN
MR
N
Dr
N
30.
N
L
DE

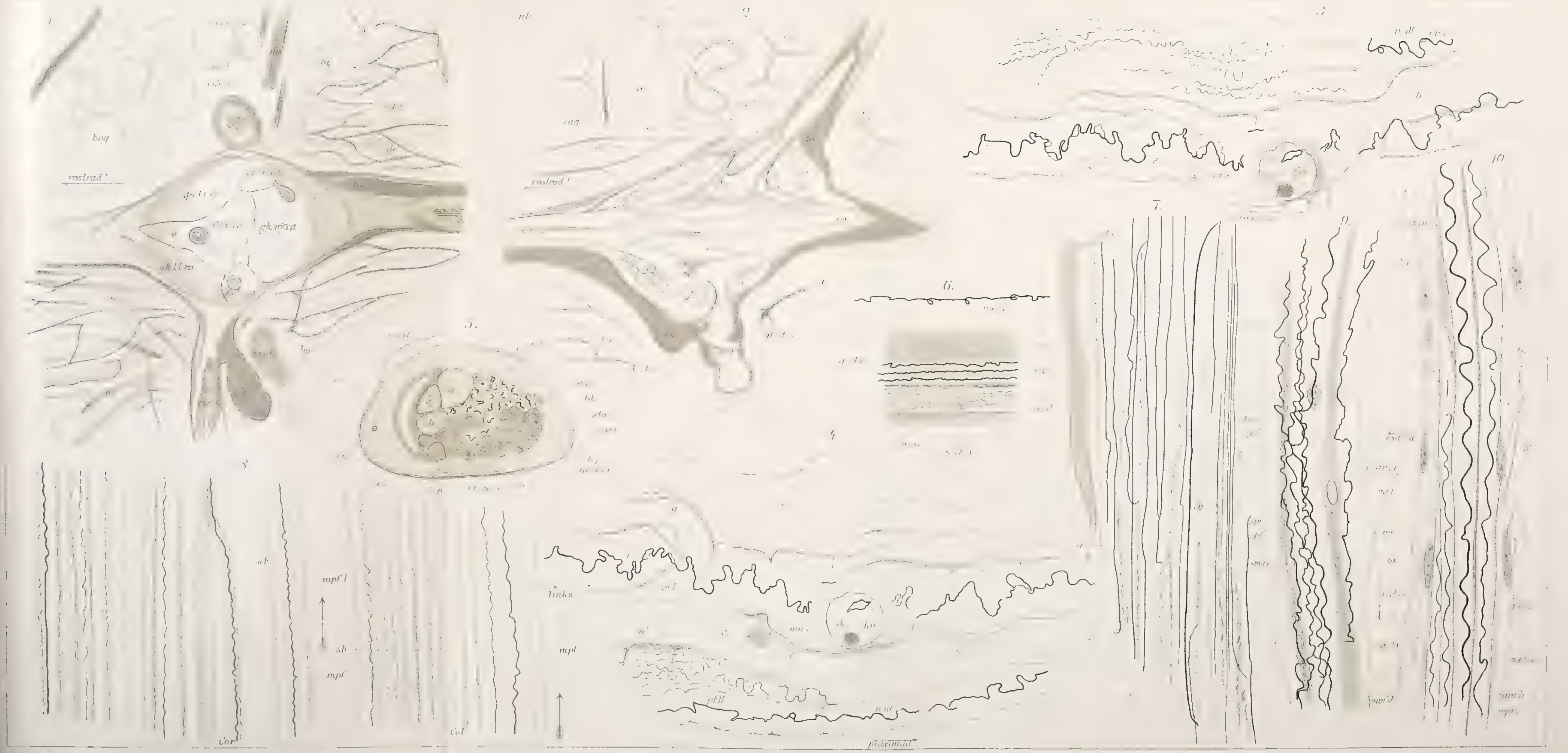
4.

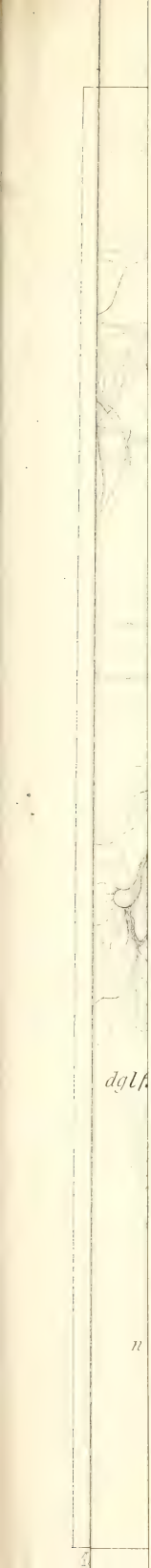


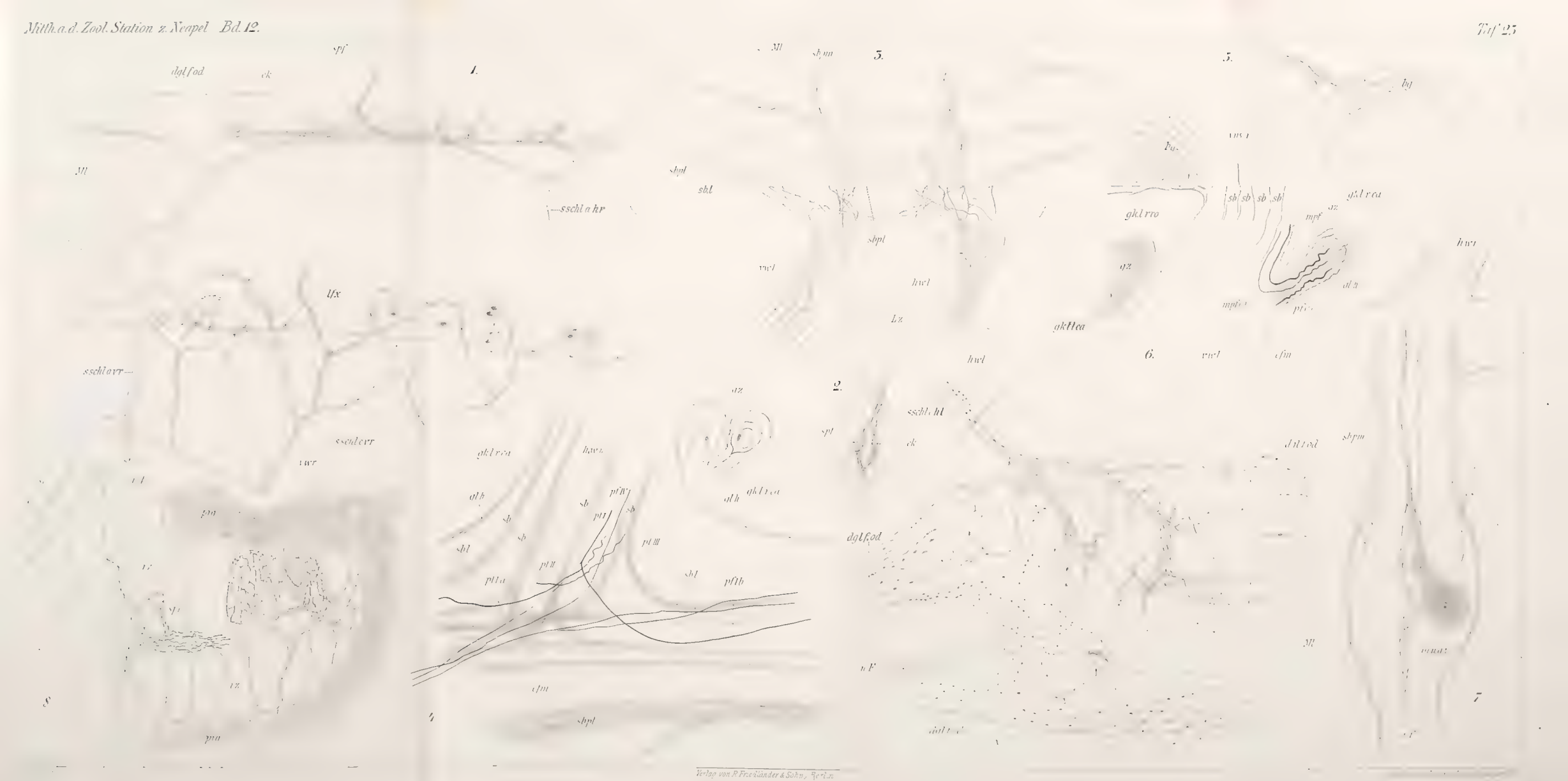
Friedländer & Sohn, Berlin

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

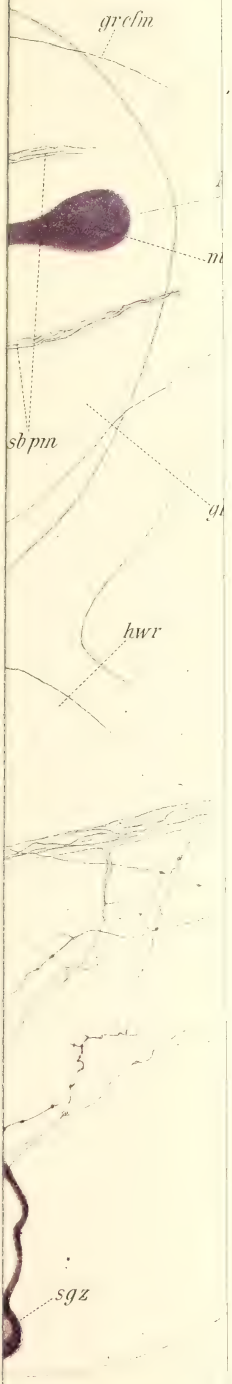

6.
pnsi

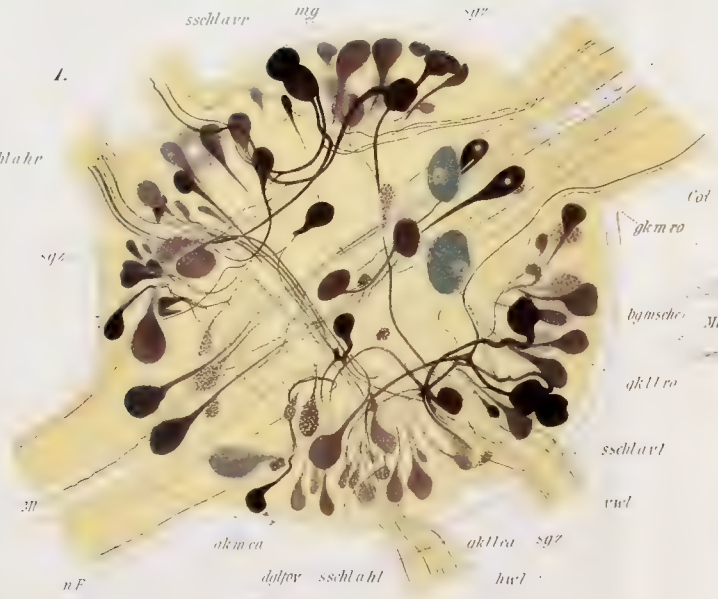

rostrad
boq
gkvicra
rostrad
caq
nb
6.
7.
9.
10
links
mpf I
sb
mpt
mpt
proximal
cor
col

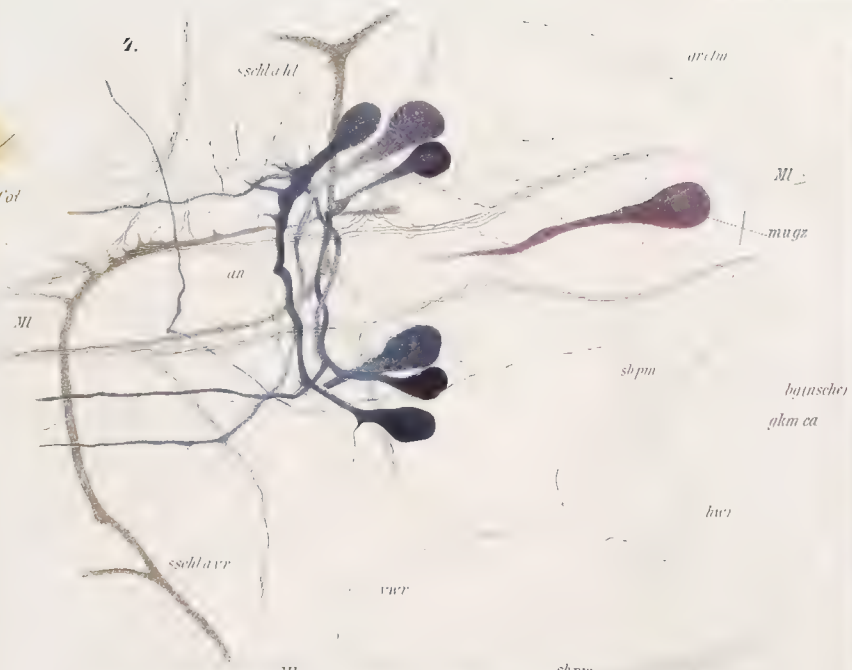


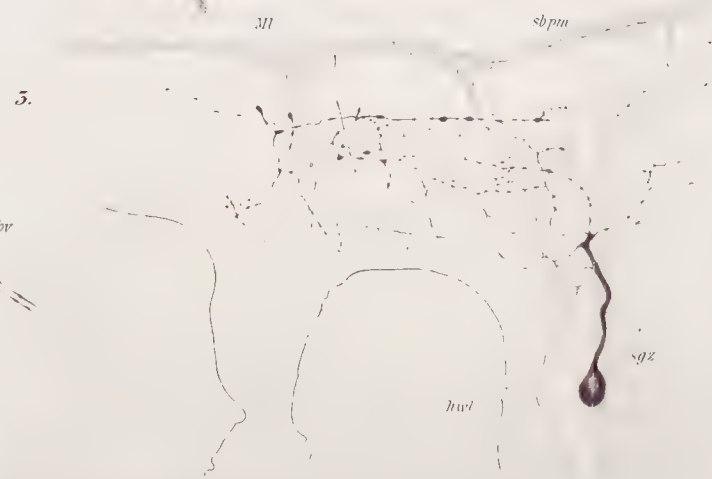


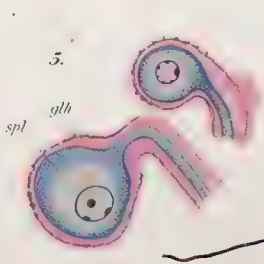
Verlag von R. Friedländer & Sohn, Berlin.

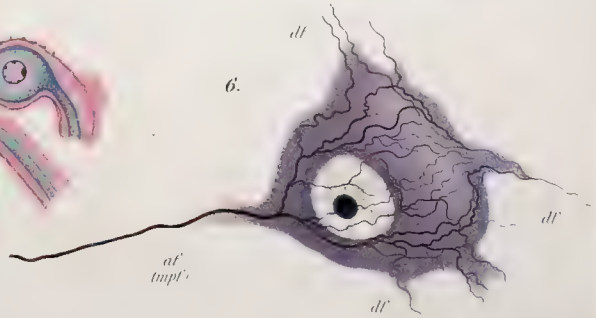

grcfm
sbpm
hwr
sgz





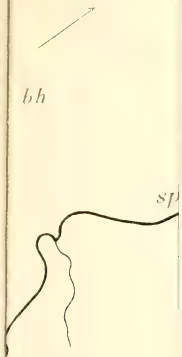






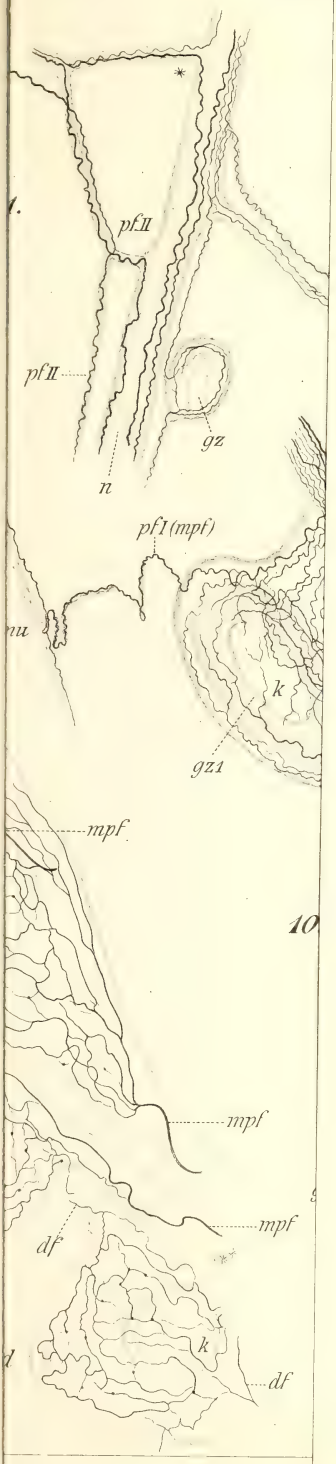
Verlag von R. Friedländer & Sohn, Berlin.

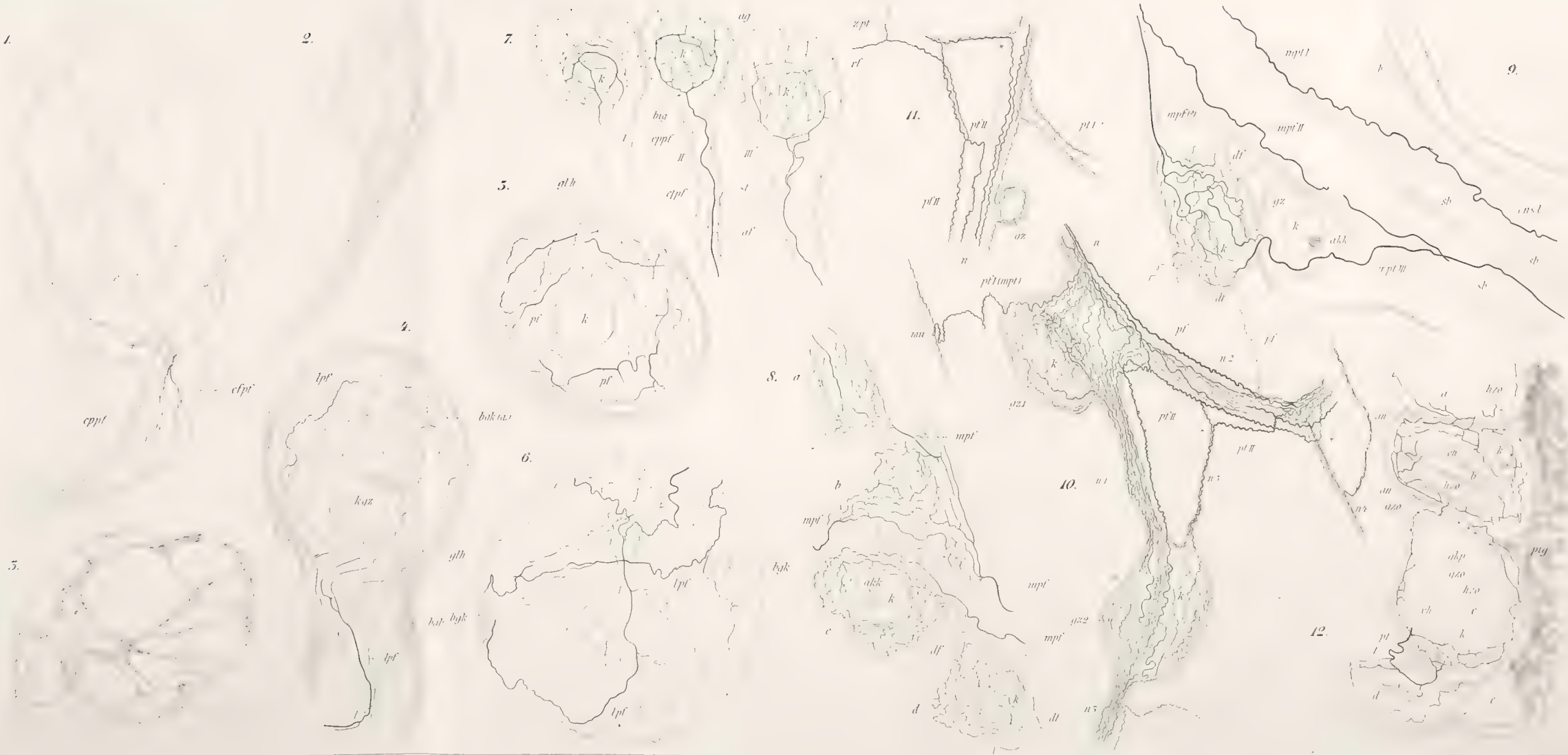
Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a. M.

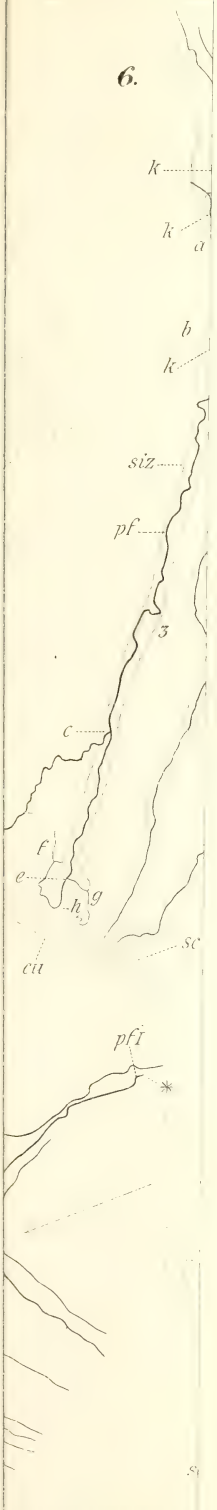


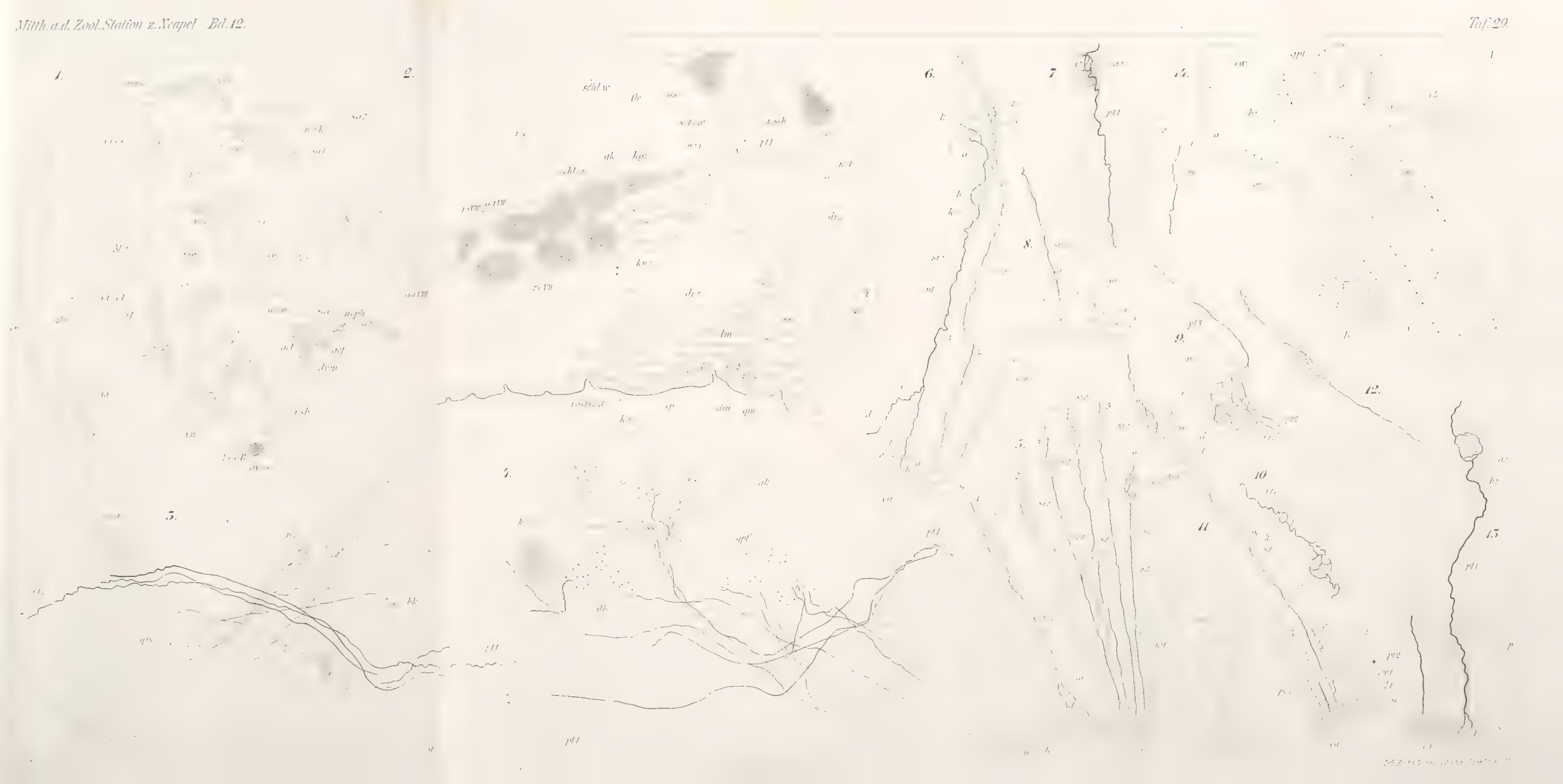
7.

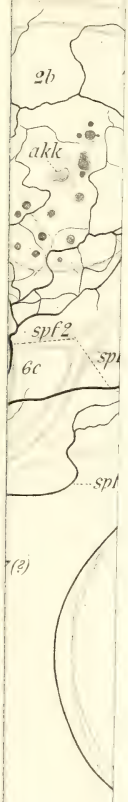
1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
sschl b (hl)
hwl
sgz
Col
vwl
spf
mqz
Ml
sb pm
sschl a (hr)
gkl rca
sb pl l
sb l l
gkl rro
gkl ro
grcfm
sb pm l
sschl (vr)
dgl fod
Schwsche
acy
cag
mgc
bk
Schw l (zkn)
mnqz
hwr
vwr
vwl l
zkn
sscbl
scb k
snf
mnf
zku


pfII
pfII
gz
n
pf1(mpf)
k
gz1
mpf
mpf
mpf
df
k
df


1.
cppf
cfpf
2.
lpf'
bak ba2
kdz
ylh
bak
bgk
lpf
3.
4.
5.
ylh
pf
k
6.
lpf
7.
ag
k
bg
cppf
II
III
st
af
cfpf
8.
a
mpf'
b
bgk
akk
k
c
df
d
dl
n3
9.
mpf I
b
mpf II
mpf III
dl'
gz
k
sb
ms
akk
rpf III
10.
n1
n2
n3
pf'
pf II
gz1
gz2
11.
zpf
rf
pf I
pf II
az
n
pf'(mpf)
nu
12.
d
hzo
vh
k
b
am
azo
dkp
ptg
c
pf
Avenry del
Verlag von R. Friedländer & Sohn, Berlin.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.


6.
k
k
a
b
k
siz
pf
3
c
f
e
g
h
sc
cu
pfI
*

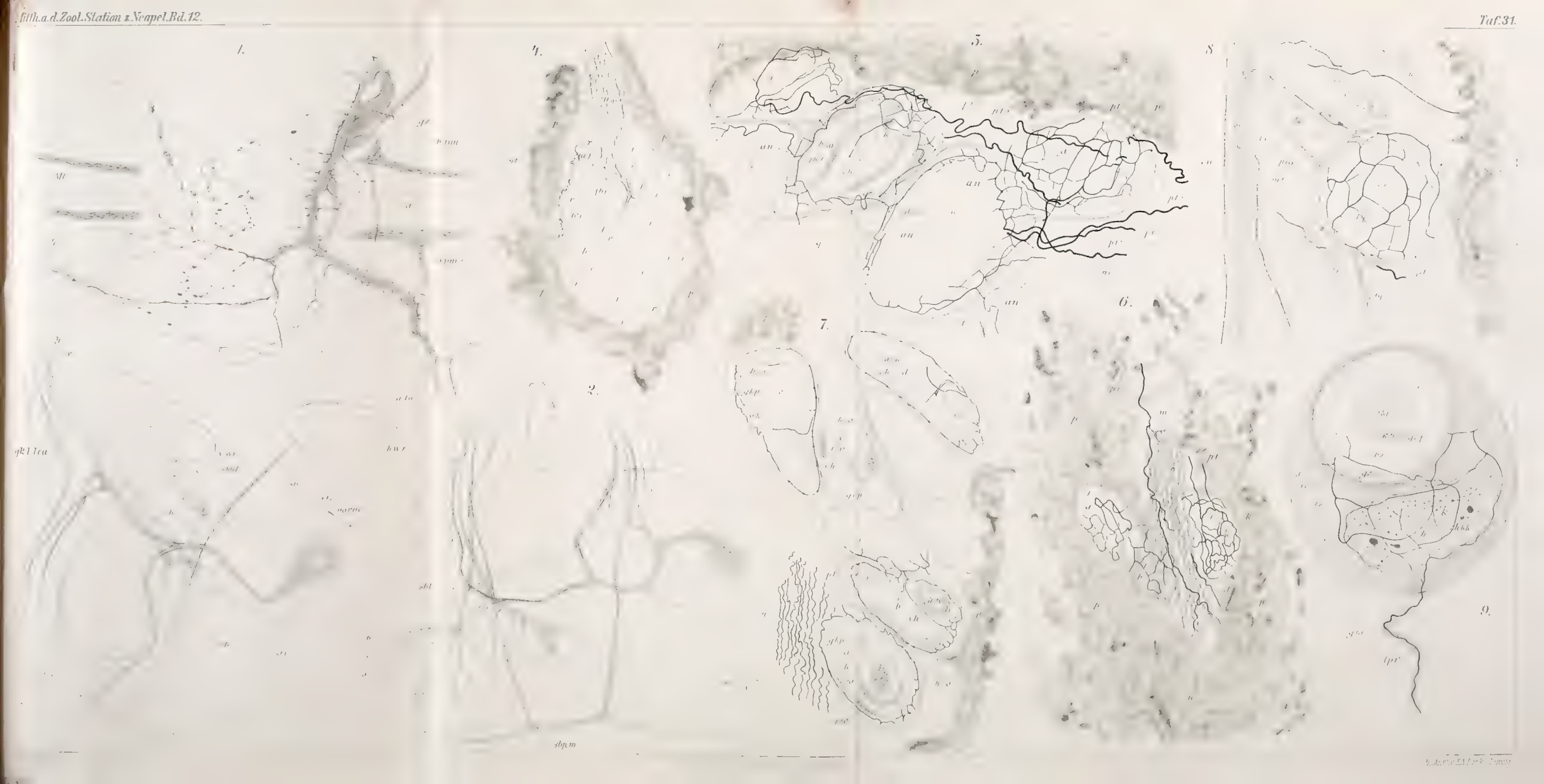

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.



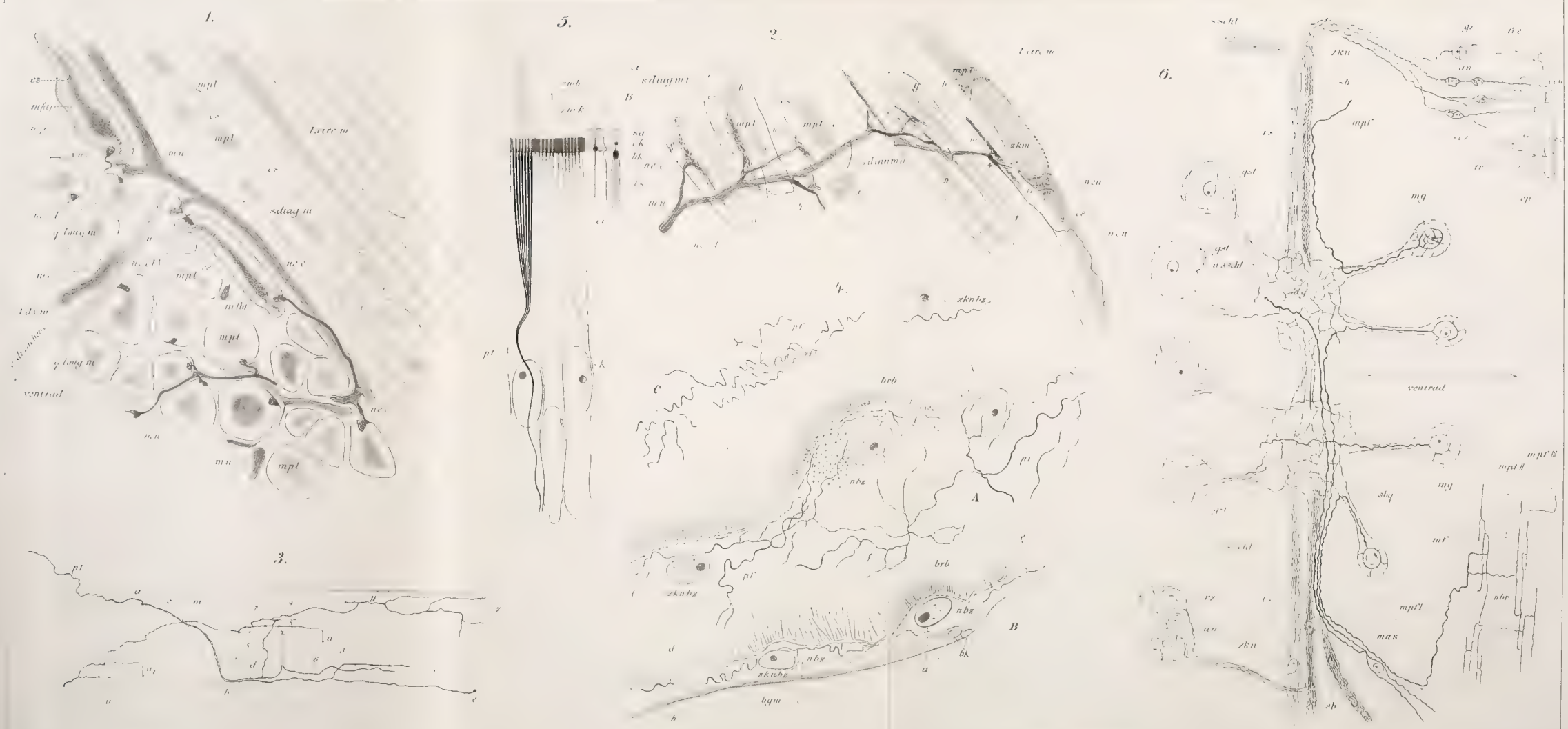
5.

Verlag von R. Friedländer & Sohn, Berlin

k
c
a
hzo
vh
μ
hzo
b


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.

mp.t
h
g
8
.m.a
9
zk
rb
brb
nb
bk
a

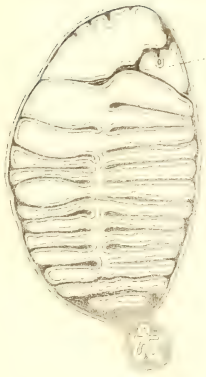


Apáthy del.

der & Sohn Berlin

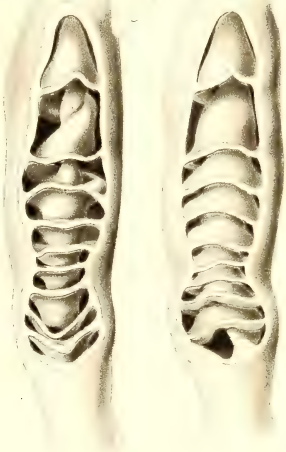
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

1.

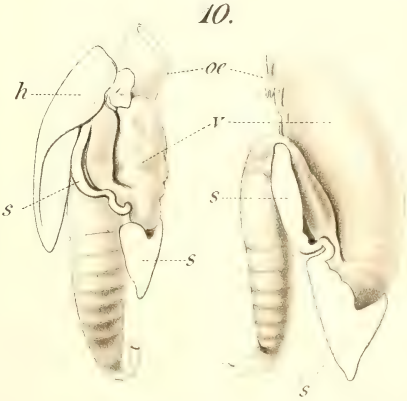


6.

9.



10.

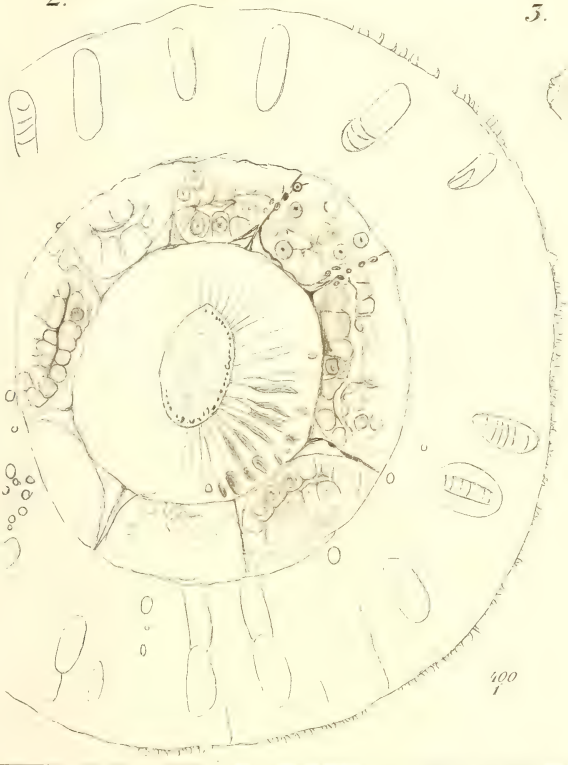


1.
2.
3.
4.
4a
5.
6.
a
7.
a
v
8.
9.
10.
h
oc
v
s
s
s
s

1.

80
1

2.

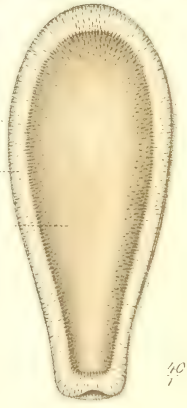


400
1

3.

1000
1

4.



40
1

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

12. BAND.

1. HEFT.

MIT 9 TAFELN UND 9 FIGUREN IM TEXT.

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1895.

Ausgegeben den 6. Juli 1895. Preis 20 M.

Inhalt.

Seite

Parker, G. H., The Retina and Optic Ganglia in Decapods, especially in *Astacus*. (With Plates 1—3.) 1

List, Th., Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat der Arthropoden. 2. Theil. Die Decapoden. (Mit Taf. 4—6 und 9 Figuren im Text.) 74

Raffaele, F., Osservazioni sul foglietto epidermico superficiale degli embrioni dei Pesci ossei. (Con la tavola 7.) 169

Schneider, R., Die neuesten Beobachtungen über natürliche Eisenresorption in thierischen Zellkernen und einige charakteristische Fälle der Eisenverwerthung im Körper von Gephyreen. (Mit Taf. 8.) 207

Giesbrecht, W., Mittheilungen über Copepoden. 10 u. 11. (Mit Taf. 9.) 218

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen 40 Separatabzüge.

Verlag von **R. Friedländer & Sohn, Berlin N.W.6,** Carlstraße 11.

Carcinologische Litteratur.

Buchholz, R., Beiträge zur Kenntnis der innerhalb der Ascidien lebenden parasitischen Crustaceen des Mittelmeeres. 1869. 57 Seiten, Oktav, mit 7 colorirten Tafeln in Quart (Abbildungen von 9 Species). Preis ℳ 7,50.

Budde-Lund, G., Prospectus generum specierumque Crustaceorum Isopodum terrestrium. 1879. 10 paginae, Octavo. Preis ℳ 1,20.

—— Crustacea Isopoda terrestria per familias et genera et species descripta. 1885. 319 paginae, Octavo-maj. Preis ℳ 7,—.

Claus, C., Schriften zoologischen Inhalts. 1874. Heft I (das einzige, welches erschienen). 33 Seiten, Folio, mit 4 lithograph. Tafeln (60 Abbildungen). Halbleinenband. (Ladenpreis ℳ 12,—, ermässigt auf) ℳ 6,—.

Inhalt: Die Familie der Halocypriden. 24 Seiten mit 3 Tafeln (39 Abbildungen). Einzelpreis ℳ 5,—.
Die Gattung Monophyes Cls. und ihr Abkömmling Diophysa Gbr. 9 Seiten mit 1 Tafel (21 Abbildungen). Einzelpreis ℳ 2,—.

Heller, C., Die Crustaceen des südlichen Europa. Crustacea Podophthalmia. Mit einer Übersicht über die horizontale Verbreitung sämmtlicher europäischer Arten. 1863. XI u. 346 Seiten, Groß-Octav, mit 10 lithograph. Tafeln. (Ladenpreis ℳ 12,—, ermässigt auf) ℳ 6,—.

Inhalt: Über die Crustacea podophthalmia im Allgemeinen. — Crustacea podophthalmia des südlichen Europa. — Bemerkungen über die horizontale Verbreitung der Crustacea podophthalmia in Europa.

Investigator. — Illustrations of the Zoology of H. M. Indian Marine Surveying Steamer Investigator, under the command of A. Carpenter and R. F. Hoskyn. Published under the authority of the Director of the Royal Indian Marine. Calcutta. Part I (all published till now): Fishes, Crustacea. 1892. 12 photograph. plates, in Quarto, with 12 pages of letterpress. Price ℳ 24,—.

Jurine, L., Histoire des Monocles qui se trouvent aux environs de Genève. 1820. XVI et 260 pages, in-Quarto, avec atlas de 22 planches coloriées (215 Figures). (Prix de publication ℳ 36, réduit à) ℳ 20,—.

Smithsonian Institution 021 25 1902 National Museum

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

12. BAND.

2. HEFT.

MIT 6 TAFELN.

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1896.

Ausgegeben den 25. April 1896.

Bd. 12, Heft 1 mit 9 Tafeln und 9 Figuren im Text erschien am 6. Juli 1895 zum Preise von 20 Mark.

Inhalt.

Seite

Wheeler, W. M., The Sexual Phases of Myzostoma. (With Plates 10—12.) 227

Mayer, P., Über Schleimfärbung 303

Korotneff, A., Zur Embryologie von Salpa cordiformis-zonaria und musculosa-punctata. (Mit Tafel 13—15.) 331

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen 40 Separatabzüge.

Verlag von R. Friedländer & Sohn, Berlin.

G. Budde-Lund, Crustacea Isopoda terrestria per familias et genera et species descripta. 1885. 319 paginae. . . . . *M* 7.—

C. Claus, Schriften zoologischen Inhalts. 1874. 33 Seiten, Folio, mit 4 Tafeln. gebd. (statt *M* 12.—) . . . . . *M* 6.—

Inhalt: Die Familie der Halocypriden. Die Gattung Monophyes Cls. und ihr Abkömmling Diophysa Gbr.

C. Heller, Die Crustaceen des südlichen Europa. Crustacea Podophthalmia. 1863. XI u. 346 Seiten mit 10 Tafeln (statt *M* 12.—) . . *M* 6.—

L. Jurine, Histoire des Monocles qui se trouvent aux environs de Genève. 1820. XVI et 260 pages, in-Quarto, avec atlas de 22 planches coloriées (statt *M* 36.—) . . . . . *M* 20.—

H. Kröyer, Monographisk Fremstilling af Krebsdyr-Slägten Sergestes. 1856. 58 Seiten, Quart, mit 5 Tafeln. . . . . *M* 7.—

—— Bidrag til Kundskab om Snyltekrebsene. 1863. 352 Seiten mit 18 Kupfertafeln . . . . . *M* 20.—

H. Milne-Edwards, Note sur quelques Crustacés nouveaux ou peu connus, conservés dans la collection du Muséum d'Histoire Naturelle. 1854. 48 pages avec 8 planches. . . . . *M* 12.—

J. C. Schiödte, Krebsdyrenes Sugemund. 3 Theile. 1866—75. 80 Seiten mit 7 Kupfertafeln. . . . . *M* 9.—

J. C. Schiödte et **F. Meinert,** De Cirolanis Aegas simulantibus. 1879. 14 paginae cum 3 tabulis. . . . . *M* 3.—

—— Symbolae ad monographiam Cymothoarum. 4 partes. 1879—84. 592 paginae cum 36 tabulis. . . . . *M* 24.—

J. E. Schödler, Die Branchiopoden der Umgegend von Berlin. 1858. 28 Seiten, Quart, mit 1 Tafel. . . . . *M* 1.50

—— Zur Naturgeschichte der Daphniden. 1877. 24 Seiten, Quart, mit 1 Tafel. . . . . *M* 1.60

L. Stalio, Catalogo metodico e descrittivo dei Crostacei podottalmi e edriotalmi dell' Adriatico. 1877. 274 pagine. . . . . *M* 4.—

E. G. Zaddach, Synopseos Crustaceorum Prussicorum Prodromus. 1834. 39 paginae in-Quarto. . . . . *M* 2.80

G. O. Sars, Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège. Malacostracés. 1867. 146 pages, in-Quarto, avec 10 planches (statt *M* 15.—). . . . . *M* 8.—

J. Thallwitz, Decapoden-Studien, 1891. 56 Seiten, Groß-Quart, mit 1 Tafel. . . . . *M* 8.—

A. Wrzesniowski, Über drei unterirdische Gammariden. 1890. 127 Seiten mit 6 Tafeln. . . . . *M* 7.50

Smithsonian Institution OCT 25 1902

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

12. BAND.

3. HEFT.

MIT 7 TAFELN.

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1896.

Ausgegeben den 10. October 1896.

Bd. 12, Heft 1 mit 9 Tafeln und 9 Figuren im Text erschien am 6. Juli 1895 zum Preise von 20 Mark, Bd. 12, Heft 2 mit 6 Tafeln erschien am 24. April 1896 zum Preise von 12 Mark.

Inhalt.

Seite

Sabussow, H., Haplodiscus Ussowii, eine neue Acöle aus dem Golfe von Neapel. (Mit Taf. 16 und 17.) 353

Carazzi, D., Contributo all' istologia e alla fisiologia dei Lamellibranchi. (Con la tavola 18.) 381

Monticelli, F. S., Adelotacta Zoologica. (Con le tavole 19 e 20.) 432

Uexküll, S. von, Über die Function der Poli'schen Blasen am Kauapparat der regulären Seeigel. (Mit Taf. 21.) 463

List, T., Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. 1. Über die Färbung thierischer Gewebe mit Berlinerblau. (Mit Taf. 22.) 475

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen 40 Separatabzüge.

Verlag von R. Friedländer & Sohn in Berlin.

C. HELLER

Die Crustaceen des südlichen Europa.

Crustacea Podophthalmia.

Mit einer Übersicht über die horizontale Verbreitung sämmtlicher europäischer Arten.

Ein Band von 11 u. 346 Seiten mit 10 lithographirten Tafeln, gr. 8°. 1863.

(Ladenpreis 12 Mark.) Ermässigter Preis 6 Mark.

G. BUDDE-LUND

Crustacea Isopoda terrestria

per familias et genera et species descripta.

Volumen 319 paginarum in-8. maj. 1885.

Preis 7 Mark.

L. JURINE

Histoire des Monocles

qui se trouvent aux environs de Genève.

Un volume de 16 et 260 pg. in-4., avec atlas de 22 planches coloriées (215 figures). 1820.

Preis 20 Mark.

PH. DE ROUGEMONT

Étude de la Faune des Eaux privées de Lumière.

Histoire naturelle du Gammarus puteanus Koch, description de l'Asellus Sieboldii, observations anatomiques sur l'Hydrobia de Munich.

Un volume de 40 pg. in-4. avec 5 planches (42 figures).

Preis 5 Mark.

Smithsonian Institution
OCT 25 1882

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

12. BAND.

4. HEFT.

MIT 12 TAFELN UND 21 ZINKOGRAPHIEN.

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1897.

Ausgegeben den 3. Juli 1897.

Bd. 12, Heft 1 mit 9 Tafeln und 9 Figuren im Text erschien am 6. Juli 1895 zum Preise von 20 Mark.
Heft 2 mit 6 Tafeln erschien am 24. April 1896 zum Preise von 12 Mark.
Heft 3 mit 7 Tafeln erschien am 10. October 1896 zum Preise von 14 Mark.

Inhalt.

Seite

Apáthy, Stefan, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Erste Mittheilung. (Mit Taf. 23—32.) 495

Mayer, Paul, Über den Spiraldarm der Selachier. (Mit Taf. 33.) 749

Koch, G. v., Entwicklung von Caryophyllia cyathus. (Mit Taf. 34 und 21 Zinkographien.) 755

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen 40 Separatabzüge.

R. Friedländer & Sohn in Berlin.

In unserem Verlage erschien:

R. Burckhardt

Das Centralnervensystem von Protopterus annectens.

1893. groß-8.

Mit 5 lithograph. Tafeln in groß-4.

Preis 10 Mark.

W. Salensky

Entwicklungsgeschichte des Sterlets (Acipenser ruthenus).

2 Theile.

1. Embryonale Entwicklung.

III und 226 Seiten mit 9 lithograph. Tafeln.

2. Postembryonale Entwicklung und Entwicklung der Organe.

319 Seiten mit 10 lithograph. Tafeln. Text in russischer Sprache.

1878—80. groß-8.

Preis 20 Mark.

R. Friedländer & Sohn in Berlin.

Soeben erschien in unserem Verlage:

Das Tierreich.

Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen.

Herausgegeben

von der

Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

Generalredakteur:

Franz Eilhard Schulze.

1. Lieferung:

Aves.

Redakteur: **A. Reichenow.**

Podargidae, Caprimulgidae und Macropterygidae

bearbeitet von

Ernst Hartert,

Direktor des Zoologischen Museums in Tring.

Ein Band von VIII und 98 Seiten mit 16 Abbildungen im Texte, und einem Beiblatt:

Terminologie des Vogelkörpers von A. Reichenow,

4 Seiten mit 1 Abbildung. — Lexikon-8. — Einzelpreis ℳ 7.—.

(Preis für die Subscribenten: ℳ 4.50.)

Weitere Lieferungen sind in Vorbereitung, um im Laufe dieses Jahres ausgegeben zu werden.

Prospekte und Probelieferung werden auf Verlangen übersandt.

Publicationen der Zoologischen Station zu Neapel.

Fauna und Flora des Golfes von Neapel.

In Grofs-Quart.

Subscriptionspreis bei Verpflichtung zur Abnahme von 5 Jahrgängen: 50 *M* f. d. Jahrg.

Jahrgang **1.**
1. **Ctenophoren,** von C. Chun. 1880. 313 S. mit 18 Taf. (Vergriffen.)
2. **Fierasfer,** per C. Emery. 1880. 76 S. mit 9 Tafeln. (Vergriffen.)

2.
3. **Pantopoden,** von A. Dohrn. 1881. 252 S. mit 18 Tafeln. 60 *M*.
4. **Corallinenalgen,** von H. zu Solms-Laubach. 1881. 64 S. mit 3 Tafeln. (Vergriffen.)

3.
5. **Chetognati,** per B. Grassi. 1883. 126 S. mit 13 Tafeln. 25 *M*.
6. **Caprelliden,** von P. Mayer. 1882. 201 S. mit 10 Tafeln. 30 *M*.
7. **Cystoseirae,** per R. Valiante. 1883. 30 S. mit 15 Tafeln. 30 *M*.
8. **Bangiaceen,** von G. Berthold. 1882. 28 S. mit 1 Tafel. 6 *M*.
9. **Attinie,** per A. Andres. Vol. I. 1884. 459 S. mit 13 Tafeln. 80 *M*.

4. 5.
10. **Doliolum,** von B. Uljanin. 1884. 140 S. mit 12 Tafeln. 40 *M*.
11. **Polycladen,** von A. Lang. 1884. 688 S. mit 39 Taf. 120 *M*.
12. **Cryptonemiaceen,** von G. Berthold. 1884. 27 S. mit 8 Taf. 40 *M*.

6.
13. **Koloniebildende Radiolarien,** von K. Brandt. 1885. 276 S. mit 8 Tafeln. 40 *M*.

7. 8.
14. **Polygordius,** par J. Fraipont. 1887. 125 S. mit 16 Tafeln. 40 *M*.
15. **Gorgoniden,** von G. v. Koch. 1887. 99 S. mit 10 Tafeln. 40 *M*.
16. **Capitelliden,** von H. Eisig. 1887. 2 Thle. 906 S. mit 37 Taf. 120 *M*.

9.
17. **Caprelliden,** von P. Mayer. Nachtrag. 1890. 157 S. mit 7 Taf. 24 *M*.
18. **Enteropneusten,** von J. W. Spengel. 1893. 756 S. mit 37 Taf. 150 *M*.

10—12.
19. **Pelagische Copepoden,** von W. Giesbrecht. 1892. 831 S. mit 54 Tafeln. 150 *M*.
20. **Gammarini,** per A. Della Valle. 1893. 948 S. m. 61 Taf. 150 *M*.

13.
21. **Ostracoden,** von G. W. Müller. 1894. 399 S. m. 40 Taf. 100 *M*.

14—16.
22. **Nemertinen,** von O. Bürger. 1895. 743 S. mit 31 Tafeln u. 1 Karte. 120 *M*.
23. **Cefalopodi,** per G. Jatta. 1896. 268 S. mit 31 Tafeln. 120 *M*.

17.
24. **Asteriden,** von H. Ludwig. 1897. 491 S. mit 12 Taf. 100 *M*.

Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel.

In Grofs-Oktav.

Hiervon vollständig die Bände: **1.** 1878—79. 592 Seiten mit 18 Tafeln. 29 *M*. — **2.** 1880—81. 530 Seiten mit 20 Tafeln. 29 *M*. — **3.** 1881—82. 602 Seiten mit 26 Tafeln. 41 *M*. — **4.** 1883. 522 Seiten mit 40 Tafeln. 59 *M*. — **5.** 1884. 580 Seiten mit 32 Tafeln. 56 *M*. — **6.** 1885—86. 756 Seiten mit 33 Tafeln. 58 *M*. — **7.** 1886—87. 748 Seiten mit 27 Tafeln. 56 *M*. — **8.** 1888. 662 Seiten mit 25 Tafeln. 55 *M*. — **9.** 1889—91. 676 Seiten mit 25 Tafeln. 58 *M*.

Bei Bezug aller neun Bände auf einmal wird der Preis auf die Hälfte ermäßigt.

10. 1891—93. 680 Seiten mit 40 Tafeln. 76 *M*.
11. 1893—95. 694 » » 24 » 58 *M*.
12. Heft 1—3, 1895—96. 494 Seiten mit 32 Tafeln. 46 *M*.

Zoologischer Jahresbericht.

In Grofs-Oktav.

Bis jetzt erschienen:

Zoolog. Jahresbericht f. 1879.	Pr. 32 *M*.	Zoolog. Jahresbericht f. 1888.	Pr. 24 *M*.
» » » 1880.	» 31 *M*.	» » » 1889.	» 24 *M*.
» » » 1881.	» 31 *M*.	» » » 1890.	» 24 *M*.
» » » 1882.	» 32 *M*.	» » » 1891.	» 24 *M*.
» » » 1883.	» 34 *M*.	» » » 1892.	» 24 *M*.
» » » 1884.	» 36 *M*.	» » » 1893.	» 24 *M*.
» » » 1885.	» 36 *M*.	» » » 1894.	» 24 *M*.
» » » 1886.	» 24 *M*.	» » » 1895.	» 24 *M*.
» » » 1887.	» 24 *M*.	Register zu 1886—90.	» 16 *M*.

Bei Bezug der Jahrgänge 1879—1885 incl. auf einmal beträgt der Preis derselben nur die Hälfte, also 116 *M*. Die Preise der Jahrgänge von 1886 ab bleiben unverändert.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01356 1006